АКАДЕМИЯ НАУК СССР

К. И. Скрябин

ТРЕМАТОДЫ ЖИВОТНЫХ И ЧЕЛОВЕКА

ГЕЛЬМИНТОЛОГИЧЕСКАЯ ЛАБОРАТОРИЯ

K.I.SKRYABIN. TREMATODA OF ANIMALS & MAN.

VOL. VIII.

LIST OF FAMILIES:

Gorgoderidae Looss,1901..... 253
(see also vol. VII. p. 607.).

Notocotylidae Lühe,1909... 9
(see also vol.X for genus Parapronocephalum)

Nudacotylidae Skrjabin,1953..... 212

Opisthotrematidae Poche,1925..... 227

Rhabdiopoeidae Poche,1925..... 237

MC JAM

AUTHOR SKRYABIN, K.I.

TITLE Trematody zhivotnykh i cheloveka. Osnovy trematodologii Tom VIII [Trematodes of animals and man]. Principles of trematology Vol. 8.

Date	Name
4.12.78	Arlene Jones
10 II 81	S.L. EDUARDO

COMMONWEALTH BUREAU OF AGRICULTURAL
PARASITOLOGY (HELMINTHOLOGY),
WINCHES FARM,
395, HATFIELD ROAD,
ST. ALBANS, HERTS

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ГЕЛЬМИНТОЛОГИЧЕСКАЯ ЛАБОРАТОРИЯ

АКАДЕМИК

К. И. Скрябин

ТРЕМАТОДЫ ЖИВОТНЫХ И ЧЕЛОВЕКА

ОСНОВЫ ТРЕМАТОДОЛОГИИ

ТОМ

VIII

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

МОСКВА

1953

ПРЕДИСЛОВИЕ

Восьмой том настоящей монографии посвящен характеристике семейств трематод подотряда *Notocotylata* и двух подсемейств семейства *Gorgoderidae*.

Изучение семейства *Notocotylidae*, представители которого являются паразитами птиц и водных млекопитающих, имеет не только теоретический, но и практический интерес, поскольку целый ряд его видов паразитирует у домашних и ценных промысловых животных, вызывая при интенсивной инвазии серьезные заболевания.

Советские гельминтологи приняли активное участие в деле исследования нотокотилид: ими изучена морфологическая структура и произведена перестройка сложной системы этих трематод (Скрябин, Шульц, Горшков, Скворцов), разработана методика лечения болезней домашних птиц, вызываемых представителями рода *Notocotylus* (Шульц, Абуладзе), расшифрован цикл развития *Notocotylus chionis* и уточнены фазы онтогенеза *Catatropis verrucosa* (Еркина).

Глава, посвященная характеристике двух подсемейств *Gorgoderidae* принадлежит перу С. В. Пигулевского, который не только усовершенствовал устаревшую систему этого семейства, но на основе изучения морфологической структуры, циклов развития и закономерностей географического распределения указанных трематод создал стройную теорию эволюции семейства *Gorgoderidae*. При этом он показал, какое воздействие на изменение биологии этих паразитов оказал переход их хозяев от водного образа жизни к обитанию на суше.

В восьмой том монографии включены 5 семейств, 6 подсемейств, 20 родов и 147 видов.

Каждый описанный вид трематоды иллюстрируется соответственным рисунком, причем даются изображения не только половозрелой особи, но в целом ряде случаев приводятся стадии маритогонии. Для тех видов, цикл развития которых расшифрован, даются рисунки, изображающие личиночные фазы соответственных гельминтов.

Диагнозу каждого семейства, подсемейства, рода и вида предпосылается историческая справка, дающая представление о динамике воззрений на соответственную таксономическую группу данного семейства. Описание каждого охарактеризованного семейства завершается полным перечнем литературы.

Настоящий том, в полном соответствии с предшествующими томами моей монографии, рассчитан на биологов, ветеринарных врачей и зоотехников, ихтиопатологов и натуралистов широкого профиля, которые получат возможность точно определить всех трематод соответственных семейств, паразитирующих у всех без исключения представителей животного царства, обитающих в разнообразных географических зонах земного шара. Ветеринарных врачей эта книга вооружит сведениями о патогенной роли трематод указанных семейств и о методах борьбы с вызываемыми ими заболеваниями.

Приношу свою сердечную признательность художнику-гельминтологу Т. Н. Тимофеевой и библиографу-гельминтологу Е. А. Лагодовской за большую помощь, оказанную при создании настоящего тома моей монографии.

Лауреат Сталинской премии
заслуженный деятель науки
академик К. И. СКРЯБИН

1 сентября 1952.

ПОДОТРЯД *NOTOCOTYLATA*

Skrjabin et Schulz, 1933

Digitized by the Internet Archive
in 2024

https://archive.org/details/unknown0008unse_j4p0

ПОДОТРЯД *NOTOCOTYLATA* SKRJABIN ET SCHULZ, 1933

Историческая справка

В работе 1909 года Люэ (Lühe) обосновал семейство *Notocotylidae*, включив в него роды *Notocotylus* Diesing, 1839, *Catatropis* Odhner, 1905 и свой новый род *Paramonostomum* с типичным видом *Monostomum alveatum* Mehlis, 1846.

Коссак (Kossack, 1911) объединил все указанные три рода в новом подсемействе *Notocotylinae*; кроме того, им обосновано особое подсемейство *Ogmogasterinae*, которое он тоже включил в семейство *Notocotylidae*.

Баркер (Barker, 1916) обосновал подсемейство *Nudacotylinae*, которое включено им в семейство *Notocotylidae*. Согласно указанным данным, Фурман (Fuhrmann) в своей сводной работе 1928 года тоже разделяет семейство *Notocotylidae* на три упомянутых выше подсемейства.

В 1925 году Похе (Poche) обосновывает наднадсемейство *Notocotylida*, в которое включает семейства *Notocotylidae* Lühe, 1909, *Pronocephalidae* Looss, 1902, и также свои два новых семейства *Opisthotrematidae* Poche, 1925 и *Rhabdiopoeidae* Poche, 1925.

В 1933 году Скрябин и Шульц подвергли систему нотокотилид значительной перестройке. Ими обосновано новое подсемейство *Ogmocotylinae*, включающее созданный ими новый род *Ogmocotyle* от дальневосточного оленя.

Поскольку Скрябин и Шульц не сочли целесообразным вводить в систематику трематод в качестве таксономической единицы наднадсемейство (supersuperfamilia), как это сделал Похе, они создали новый подотряд *Notocotylata*, в который вошли четыре семейства: *Notocotylidae*, *Pronocephalidae*, *Opisthotrematidae* и *Rhabdiopoeidae*.

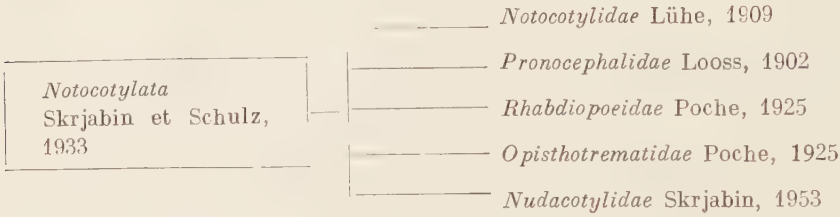
В том же 1933 году Ямагути (Yamaguti) описал новый род *Cymbiforma* для трематоды от жвачного млекопитающего и создал для него специальное подсемейство *Cymbiforminae*. По мнению Лаля (1939), род *Cymbiforma* имеет большое сходство с родами подсемейства *Nudacotylinae*, отличаясь от них иным положением половой бурсы и петель матки. Лаль не считает эти признаки достаточными для обоснования нового подсемейства, а потому упраздняет подсемейство *Cymbiforminae*, считая его синонимом *Nudacotylinae*.

Я считаю необходимым поднять *Nudacotylinae* до ранга самостоятельного семейства, поскольку расположение полового отверстия у его представителей и целый ряд других признаков резко отличают нудакотилин от остальных *Notocotylidae*. Кроме того, я не могу согласиться с Лалем (1939) относительно включения рода *Cymbiforma* в подсемейство *Nudacotylinae*

и отношу его к подсемейству *Ogmocotylinae*, упразднив тем самым подсемейство *Cymbiforminae*, которое стало синонимом *Ogmocotylinae*.

Руиз (Ruiz) в 1944 году выдвинул семейство *Pronocephalidae* в качестве основного для всего подотряда *Notocotylata*, предложив рассматривать семейство *Notocotylidae* в качестве синонима семейства *Pronocephalidae*.

Таким образом, система *Notocotylata*, по Скрябину (1953), приобрела следующую структуру:



Диагноз подотряда *Notocotylata*

Гермафродитные дигенетические трематоды. Брюшной присоски и фаринкса нет. Половые железы расположены в задней части тела, причем семенники латерально от кишечных стволов.

Яйца обычно с филаментами. Паразиты пищеварительного тракта и органов дыхания позвоночных.

Типичное семейство: *Notocotylidae* Lühe, 1909.

Таблица для определения семейств подотряда *Notocotylata* Skrjabin et Schulz, 1933

1 (2). Кишечные стволы в задней своей части сливаются, образуя арку. На заднем конце тела имеется дорзальное углубление — полость Джонстона — с отходящими 9 трубчатыми дивертикулами, от дна которых отходят по 1 толстому мышечному отростку. Половое отверстие на уровне ротовой присоски. Желточники позади семенников. Паразиты кишечника млекопитающих . . . . . *Rhabdiopoeidae* Poche, 1925

2 (1). Кишечные стволы большей частью не сливаются (исключение — *Hyppocrepinae* сем. *Notocotylidae*), дивертикулов на заднем конце тела нет; желточники полностью или частично кпереди от семенников.

3 (4). Семяприемник имеется; половое отверстие располагается медианно у заднего конца тела. Паразиты органов дыхания млекопитающих . . . . . *Opisthotrematidae* Poche, 1925.

4 (3). Семяприемник отсутствует. Паразиты органов пищеварения млекопитающих, птиц и рептилий.

5 (6). Имеется головной воротник; семенной пузырек лежит вне половой бурсы; яичник сдвинут вправо, а половое отверстие — влево от срединной линии . . . . . *Pronocephalidae* Looss, 1902.

6 (5). Головной воротник отсутствует.

7 (8). Половые отверстия располагаются в задней половине тела . . . . . *Nudacotylidae* Skrjabin, 1953.

8 (7). Половые отверстия открываются в передней половине тела медианно, либо сдвинуты в сторону от медианной линии; семенной пузырек целиком или частично в полости половой бурсы . . . . . *Notocotylidae* Lühe, 1909.

СЕМЕЙСТВО *NOTOCOTYLIDAE* LÜHE, 1909

Диагноз семейства

Notocotylata. Кутикула передней части тела, а равно и брюшной поверхности густо усеяна мельчайшими шипиками. На брюшной поверхности у большинства форм три или пять рядов одноклеточных кожных желез, сгруппированных в розетки. Ротовая присоска простая, без кармашковидных выпячиваний. Пищевод короткий; фаринкс отсутствует. Кишечные стволы простые, слепо оканчивающиеся в задней части тела (исключение — подсемейство *Hippocrepinae*). Экскреторный пузырь открывается наружу на спинной стороне, несколько кпереди от заднего конца тела; от короткого непарного ствола отходят удлиненные ветви, соединяющиеся друг с другом дорзально от ротовой присоски и отделяющие от себя боковые, слепо оканчивающиеся разветвления. Наружное половое отверстие располагается несколько кзади от ротовой присоски. Половая бурса удлиненная, заключает в себе, помимо конечных выводных путей мужской половой системы, также и часть семенного пузырька. Семенники располагаются симметрично, локализуясь в заднем отделе тела, кнаружи от кишечных стволов. Яичник лежит в промежутке между семенниками. Тельце Мелиса находится кпереди от яичника. Лауреров канал имеется. Семяприемник отсутствует. Желточники расположены по бокам тела, обычно кпереди от семенников. Петли матки лежат кзади от половой бурсы, располагаются в виде довольно правильно чередующихся поперечных рядов, не пересекая границы кнаружи от кишечных стволов. Яйца характеризуются наличием двух длинных нитевидных филаментов, отходящих по одному от каждого из полюсов. Паразиты слепой и толстой кишок птиц и млекопитающих.

Типичное подсемейство: *Notocotylinae* Kossack, 1911

Ogmocotylinae Skrjabin et Schulz, 1933 и *Ogmogasterinae* Kossak, 1911 Руиш рассматривает в качестве синонимов подсемейства *Pronocephalinae*.

Что касается подсемейства *Hippocrepinae* Mehra, 1932, то это подсемейство Руиш возводит в ранг самостоятельного семейства *Hippocrepidae* Ruiz, 1944.

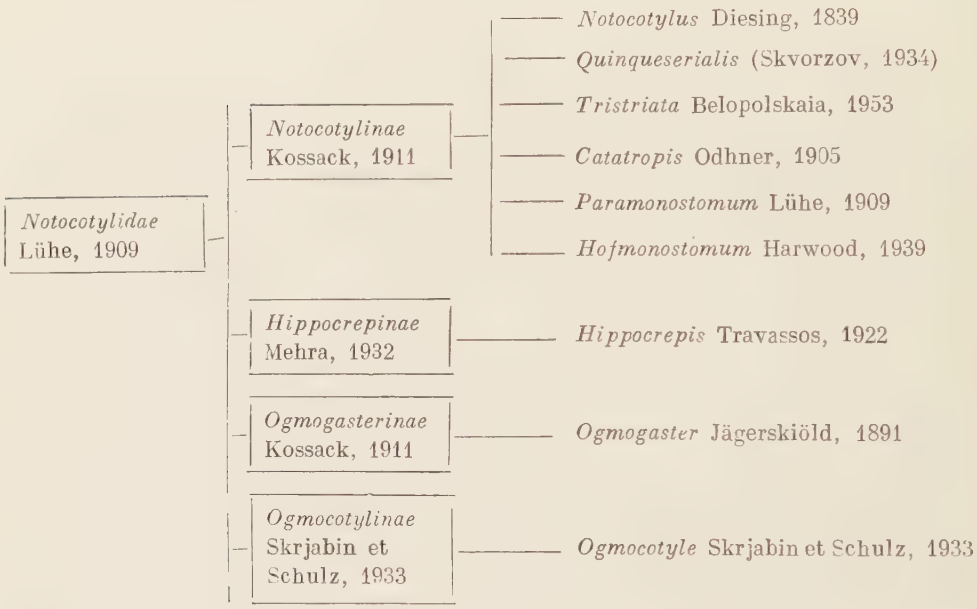
Таблица для определения подсемейств семейства *Notocotylidae* Lühe, 1909

1 (2). На вентральной поверхности тела имеются особые ребровидные образования. Паразиты китообразных и ластоногих . . . . . *Ogmogasterinae* Kossack, 1911.

2 (1). На вентральной поверхности тела ребровидные образования отсутствуют.

3 (6). Половые отверстия располагаются медианно.
4 (5). Кишечные стволы в задней части тела сливаются и образуют непарный ствол. Паразиты грызунов . . . . . *Hyppocrepinae* Mehra, 1932.
5 (4). Кишечные стволы в задней части тела не сливаются. Паразиты птиц и грызунов . . . . . *Notocotylinae* Kossack, 1911.
6 (3). Половые отверстия располагаются вентро-латерально в передней половине тела. Паразиты жвачных . . . . . *Ogmocotylinae* Skrjabin et Schulz, 1933.

Система семейства *Notocotylidae* по Скрябину (1953)



ПОДСЕМЕЙСТВО *NOTOCOTYLINAE* KOSSACK, 1911

Историческая справка

Подсемейство *Notocotylinae* было создано Коссаком в 1911 году для трех родов трематод: *Notocotylus* Diesing, 1839, *Catatropis* Odhner, 1905 и *Paramonostomum* Lühe, 1909.

Представители родов *Notocotylus* и *Catatropis* характеризуются наличием особых желез, расположенных в виде продольных рядов на вентральной поверхности тела, причем железы у рода *Notocotylus* выражены явственно и способны к выпячиванию, а железы у рода *Catatropis* способностью к выпячиванию не обладают, причем средний ряд их располагается иногда на особом медианном возвышении, имеющем характер гребня. Представители рода *Paramonostomum* характеризуются полным отсутствием вентральных желез.

В последующие годы разными авторами описывались новые виды указанных родов, однако число родов, входивших в *Notocotylinae* — три —

оставалось в этом подсемействе стабильным до появления в 1935 году работы Лаля.

В 1934 году советский гельминтолог А. А. Скворцов подразделил род *Notocotylus* на два подрода: *Notocotylus* Diesing с тремя рядами вентральных желез и *Quinqueserialis* Skvorzov, 1934 с пятью рядами вентральных желез. В настоящей работе подрод Скворцова рассматривается в качестве самостоятельного рода.

Система Лаля (1935—1936)

Лаль в 1935 и 1936 годах внес в систему подсемейства *Notocotylinae* существенные изменения. Основываясь на положении, что локализация полового отверстия играет в систематике дигенетических трематод большую роль, Лаль раздробил род *Notocotylus* Diesing, 1839 на три рода:

1) *Notocotylus* sensu stricto, у которого половые отверстия располагаются позади кишечного развилка;

2) *Hindia* Lal, 1935, у которого половые отверстия располагаются на уровне развилка кишечника;

3) *Naviformia* Lal, 1935, у которого половые отверстия лежат впереди кишечного развилка.

Распределив между указанными тремя родами все виды прежнего рода *Notocotylus*, Лаль отнес к роду *Notocotylus* свой новый вид *Notocotylus indicus* Lal, 1935, а к роду *Hindia* свой новый вид *Hindia lucknowensis* Lal, 1935.

Что касается рода *Naviformia*, то к нему Лаль отнес единственный вид *N. naviformis* Tubangui, 1932 от домашней утки с Филиппинских островов.

В 1936 году Лаль подверг аналогичному раздроблению род *Paramonostomum* Lühe, 1909. К роду *Paramonostomum* sensu stricto он отнес виды, у которых половое отверстие лежит впереди развилка кишечника. К этому роду он причислил четыре вида, в том числе два новых: *P. casarcum* Lal, 1936 и *P. querquedulum* Lal, 1936. Ко второму роду — *Neoparamonostomum* Lal, 1936 он отнес шесть видов, у которых половые отверстия локализуются позади кишечной бифуркации.

В конечном итоге Лаль включает в подсемейство *Notocotylinae* следующие роды: *Notocotylus* Diesing, 1839, *Hindia* Lal, 1935, *Naviformia* Lal, 1935, *Catatropis* Odhner, 1905, *Paramonostomum* Lühe, 1909 и *Neoparamonostomum* Lal, 1936.

Система У. Сцидат (1936)

У. Сцидат (U. Szidat) в 1936 году сделала попытку разбить род *Notocotylus* на несколько отдельных родов.

1. Она создает род *Barkeria*, в который включает виды с пятью продольными рядами желез: *Barkeria quinqueserialis* и *Barkeria hassalli* A. et G. McIntosh, 1934. К этому же роду Сцидат склонна отнести и вид *Notocotylus noyeri* Joyeux по расположению петель матки, далеко выходящих с обеих сторон за пределы кишечных стволов. Этот вид, по мнению Сцидат, представляет собой как бы промежуточную форму, если только при более тщательном исследовании не окажется, что он тоже обладает пятью рядами желез, что окончательно включило бы его в род *Barkeria*.

2. Сцидат полагает, что из рода *Notocotylus* следует исключить вид *N. gibbus*, у которого вентральные железы не обладают способностью к выпячиванию. Однако, поскольку средний ряд желез не лежит у него

на ясно выраженном килевидном возвышении, что служит, согласно Одперу, диагностическим признаком рода *Catatropis*, для *N. gibbosus* Сцидат создает пятый род — *Kossackia*. На *Kossackia gibba*, по мнению Сцидат, несомненно, похож вид *Catatropis pacifera*, описанный Нобль (Noble, 1933) из слепых кишок *Fulica americana*. У последнего, помимо аналогичного внутреннего строения, наблюдается такое же число невыпячивающихся вентральных желез, а именно одиннадцать в латеральных рядах и четыре в среднем ряду. Однако места нахождения обоих видов территориально настолько далеки один от другого, что, не взирая на близкое родство их дефинитивных хозяев, Сцидат полагает более правильным, до более детального изучения их циклов развития, считать их отдельными видами и числить в составе рода *Kossackia* два вида: *K. gibba* Mehlis и *K. pacifera* Noble.

С воззрениями Сцидат относительно обоснования родов *Barkeria* и *Kossackia* согласиться нельзя, исходя из следующих соображений.

Род *Barkeria* создан в 1936 г., в то время как на три года раньше советский исследователь А. А. Скворцов в 1934 году выделил из рода *Notocotylus* виды с пятью продольными рядами желез в подрод *Quinqueserialis*, который в настоящее время рассматривается в качестве самостоятельного рода. Таким образом, род *Barkeria* U. Szidat, 1936 должен трактоваться в качестве синонима рода *Quinqueserialis* (Skvorzov, 1933). Род *Kossackia*, созданный Сцидат, базируется на таких шатких морфологических признаках, которые не могут иметь значения родового таксономического коэффициента.

Система Гарвуда (1939)

В 1939 году появилась работа Гарвуда (Harwood), посвященная изучению трематод подсемейства *Notocotylinae*, обнаруженных в Северной Америке.

В этой работе Гарвуд подвергает уничтожающей критике систему нотокотилид, обоснованную Лалем (1935, 1936). Он уничтожает род *Neoparamonostomum* Lal, 1936, считая его синонимом *Paramonostomum* Lühe, 1909. Равным образом Гарвуд ликвидирует самостоятельность родов *Hindia* Lal, 1935, *Naviformia* Lal, 1935 и *Kossackia* U. Szidat, 1936, рассматривая их в качестве синонимов *Notocotylus* Diesing, 1839.

Род *Barkeria* U. Szidat, 1936 Гарвуд считает синонимом *Quinqueserialis* Skvorzov, 1934.

Солидному пересмотру подверг Гарвуд видовой состав подсемейства *Notocotylinae*. *Catatropis pacifera* Noble, 1933 переведен им в род *Notocotylus*, причем в синонимы *Notocotylus pacifera* (Noble, 1933) переведен *Notocotylus gibbus* Szidat et Szidat, 1933, not Kossack 1911, not Mehlis, 1846.

Catatropis filamentis Barker, 1915 и *Catatropis fimbriata* Barker, 1915 Гарвуд объединяет в один вид, который им переводится в род *Notocotylus* под именем *Notocotylus filamentis* (Barker, 1915).

По-новому рассматривает Гарвуд вид *Notocotylus imbricatus* (Looss, 1893) Szidat, 1935.

К числу синонимов этого вида Гарвуд относит целый ряд видов: *Notocotylus seineti* Fuhrmann, 1919; *Notocotylus urbanensis* Harrah, 1922, pro parte; *Notocotylus gibbus* Stunkard et Dunihue, 1931, not Mehlis, 1846; *Notocotylus intestinalus* Tubangui, 1932; *Notocotylus orientalis* Ku, 1937; *Hindia lucknowensis* Lal, 1935 и *Notocotylus anatis* Ku, 1937.

К числу синонимов *Notocotylus magnioratus* Yamaguti, 1934 Гарвуд относит *Notocotylus attenuatus* Cannon, 1938, not Rudolphi 1809 и *Notocotylus urbanensis* Gower, 1938, not Harrah, 1922.

Гарвуд считает в качестве самостоятельного вида *Notocotylus urbanensis* (Cort, 1914) Harrah, 1922 только ту форму, которая была описана Кортом под именем *Cercaria urbanensis* и которая паразитирует в имагинальной стадии у *Ondatra zibethica*. Те трематоды, которые Харра (Harrah) описал под именем *Notocotylus urbanensis* от птиц *Aix sponsa* и *Dafila acuta*, относятся, с точки зрения Гарвуда, частично к *Notocotylus imbricatus* и к *Notocotylus attenuatus*. Равным образом вид, описанный Лютермозером под именем *Notocotylus urbanensis* Luttermoser 1935 (not Cort, 1914, not Harrah, 1922), Гарвуд считает относящимся к *Notocotylus attenuatus*.

К роду *Catatropis* Odhner, 1905 Гарвуд относит следующие семь видов: *C. verrucosa* (Frölich, 1789) Odhner, 1905, *C. liara* Kossack, 1911, *C. charadrii* Skrjabin, 1915, *C. gallinulae* Johnston, 1928, *C. orientalis* Harshe, 1932, *C. indicus* Srivastava, 1935 и *C. pricei* Harwood, 1939.

Наконец, к роду *Paramonostomum* Lühe, 1909 Гарвуд относит одиннадцать видов, причем к виду *Paramonostomum pseudalveatum* Price, 1931 Гарвуд относит только ту форму, которая паразитирует у ондатры; что касается вида *Paramonostomum pseudalveatum*, который был описан Свайльс (Swales) в 1933 году от птицы *Branta canadensis*, то его Гарвуд идентифицирует с *Paramonostomum parvum* Stunkard et Dunihue, 1931.

Наряду с работой по сокращению целого ряда видов подсемейства *Notocotylinae*, Гарвуд:

1) обосновал новый род *Hofmonostomum* с единственным видом *H. himantopodis* Harwood, 1939, характерным признаком которого является расположение желточников, доходящих до самого заднего конца тела;

2) описал новый вид *Catatropis pricei* от *Branta canadensis*;

3) описал четыре новых вида рода *Notocotylus*: *N. porzanae* от *Porzana carolina*, *N. regis* от *Rallus elegans*, *N. dafilae* от *Dafila acuta* и *N. micropalmae* от *Micropalma himantopus*;

4) снизил семейство *Opisthotrematidae* до ранга нового подсемейства *Opisthotrematinae* Harwood, 1939, которое им введено в состав семейства *Notocotylidae*.

В конечном итоге Гарвуд подразделяет семейство *Notocotylidae* на следующие шесть подсемейств: *Notocotylinae* Kossack, 1911, *Ogmogasterinae* Kossack, 1911, *Nudacotylinae* Barker, 1919, *Hippocrepinae* Mehra, 1932, *Ogmocotylinae* Skrjabin et Schulz, 1933 (синоним: *Cymbiforminae* Yamaguti, 1933) и *Opisthotrematinae* Harwood, 1939.

Что касается *Notocotylinae*, то в это подсемейство Гарвуд включает следующие пять родов: *Notocotylus* Diesing, 1839, *Catatropis* Odhner, 1905, *Paramonostomum* Lühe, 1909, *Quinqueserialis* (Skvorzov, 1934), *Hofmonostomum* Harwood, 1939.

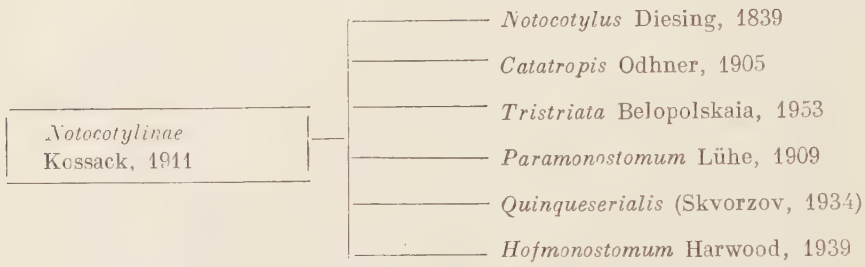
Система Скрябина (1953)

Анализируя систему *Notocotylinae*, созданную Лалем (1935—1936), я прихожу к выводу о ее полной несостоятельности, так как не могу считать критериями рода расположение полового отверстия на несколько долей миллиметра то более кпереди, то более кзади от развилка кишечника. Тем самым я, так же как и Гарвуд (1939), считаю необходимым ликвидировать самостоятельность родов *Hindia*, *Naviformia* и *Neoparamonostomum*, созданных Лалем. Род *Hofmonostomum*, созданный Гарвудом,

я принимаю, поскольку только у этого рода желточники простираются до заднего конца тела, в то время как у всех других родов подсемейства *Notocotylinae* желточники доходят только до уровня семенников. Что касается синонимизации видов, предложенной Гарвудом, то со многими его выводами я согласиться не могу, о чем будет мною указано ниже, при характеристике отдельных видов нотокотилин.

Наконец, я считаю правильным рассматривать подрод *Quinqueserialis*, созданный Скворцовым, в качестве самостоятельного рода.

Таким образом, в данной монографии мною будет принята следующая система подсемейства *Notocotylinae*:



ЗНАЧЕНИЕ ОТДЕЛЬНЫХ ОРГАНОВ В СИСТЕМАТИКЕ ПОДСЕМЕЙСТВА *NOTOCOTYLINAE*

Различные авторы, создававшие многочисленные виды рода *Notocotylus*, выдвигают следующие признаки, являющиеся с их точки зрения наиболее важными для дифференциации одного вида от другого: размер тела и различных органов; число вентральных желез в медианном и латеральных рядах; длина половой бурсы и метратерма; положение желточников; расположение петель матки; размер яиц.

Наибольшие споры вызывает вопрос о значении числа вентральных желез.

Бейлис (Baylis, 1928) не придает значения этому признаку, полагая, что число желез не является константным, а, повидимому, увеличивается с возрастом, размером и степенью зрелости паразита. В подтверждение своего мнения Бейлис приводит сравнительную таблицу размеров тела и числа вентральных желез нескольких видов *Notocotylus* и указывает, что в результате анализа этой таблицы придется сократить число видов рода *Notocotylus*. Аналогичные мнения высказывают Дютуа (Duthoit, 1931) и Нобль (1933).

Дютуа (1931) идет в этом отношении дальше Бейлиса, указывая на ненадежность такого признака как медианный вентральный гребень у рода *Catatropis*. Он говорит, что анатомия не дает оснований для отделения рода *Catatropis* от рода *Notocotylus*. Заслуживает внимания, что хотя в дальнейшем в род *Catatropis* было включено еще несколько видов (*C. liara* Kossack, 1911; *C. filamentis* Barker, 1915, синоним: *C. fimbriata* Barker, 1915; *C. charadrii* Skrjabin, 1915 и *C. gallinulae* Johnston, 1928), однако ни в одном описании нет упоминаний о наличии медианного гребня. Спидат (1930) высказал сомнение в значении этого признака. Он, а также Жуайэ (Joyeux, 1922) указали на необходимость ревизии всей этой группы. Вероятно, заявляет Дютуа, в результате такой ревизии род *Catatropis* перейдет в синоним *Notocotylus*.

В противовес указанным авторам, Лаль (1935) полагает, что число вентральных желез далеко не всегда зависит от длины тела паразита. В подтверждение своего взгляда он приводит нижеследующую таблицу:

Таблица 1

Название вида	Длина (в мм)	Число желез в среднем ряду	Число желез в каждом латеральном ряду	Итого желез
N. attenuatus	2—5	14—15	16—17	46—49
N. naviformes	1,6—1,8	13	10	33
N. seineti	2	12	12	36
N. noyeri	2—3	15	15	45
N. urbanensis	2,5—3,5	13—14	13—14	39—42
N. chionis	4—5,5	19—21	19—21	57—63
N. parviovatus	5,17	21	24—25	69—71
N. tachyeretis	5,2—6,4	15—16	12—16	39—48

Анализируя эту таблицу, Лаль говорит следующее: «Мы видим из этой таблицы, что:

1) *N. tachyeretis* длиннее *N. parviovatus*, а между тем у последнего гораздо больше вентральных желез, чем у *N. tachyeretis*;

2) *Notocotylus urbanensis* длиннее *N. noyeri*, но обладает меньшим числом желез;

3) даже у тех видов, о которых говорят Бейлис (1928) и Дютуа (1931), не подтверждается мнение о существующей якобы связи между длиной тела и числом вентральных желез. Например, у *N. chionis* имеется всего 57—63 вентральных желез, а у *N. attenuatus* 46—49, между тем длина тела этих двух паразитов приблизительно одинакова. *N. tachyeretis* при минимальной длине тела в 5,2 мм имеет только 48 желез, а *N. chionis*, при минимальной длине 4 мм — не менее 57 желез.

Все зарегистрированные до настоящего времени виды являются не только зрелыми, но заключают в себе яйца, так что трудно предположить, чтобы после этой стадии могло еще произойти увеличение числа желез. Поэтому, предложение Бейлиса и Дютуа о сокращении на основе этого признака числа видов не может быть принято» (Lal, 1935).

Наряду с этим Лаль считает, что в систематике *Notocotylinae* большое значение имеют соотношение размеров половой бурсы и метратерма, расположение петель матки, протяженность желточников и размер яиц. Кроме того, Лаль установил, что не следует игнорировать положение полового отверстия в качестве диагностического признака. На основе этого признака Лаль подразделил старый род *Notocotylus* на три рода, а род *Paramonostomum* — на два. По этому поводу Лаль пишет следующее:

«Наличие или отсутствие вентральных желез, а также способность их к выпячиванию или отсутствие такой способности послужили основой для обоснования трех существующих родов подсемейства *Notocotylinae*. Я считаю, что нет оснований не придавать такого же значения положению полового отверстия» (Lal, 1935).

Интересны высказывания Гербера (Herber, 1942) на значение ряда признаков в систематике *Notocotylinae*. Гербер указывает, что «размер тела имеет очень ограниченное значение, так как зависит от целого ряда

факторов, как-то: зрелости хозяина, степени сокращения в момент исследования и способа фиксации.

Вентральные железы имеют известное диагностическое значение, но следует помнить, что при некоторых способах фиксации они совершенно исчезают, в результате чего в некоторых описаниях указывается, что вентральных желез нет. По этой же причине иногда их число и расположение указаны неправильно» (Herber, 1942).

В процессе своих исследований Гербер встретил значительные вариации в числе и расположении вентральных желез. Это вынудило его признать, что для определения видов этот признак имеет довольно ограниченное значение.

Столь же малое значение придает Гербер размеру яиц; однако он считает, что длина филамента вскоре после кладки яйца имеет значение.

«У большинства видов *Notocotylus*, говорит Гербер, семенники имеют гладкие медианные края, но лопасти латеральных краев могут быть использованы как диагностический признак. Размер семенников и яичника может служить вспомогательным признаком в диагнозе некоторых видов, при условии более или менее одинакового возраста паразитов.

Количество петель матки впереди желточников зависит от протяженности последних. У большинства видов задний край желточников приходится непосредственно впереди переднего края семенников, но передняя граница желточников варьирует в зависимости от числа фолликулов. Поэтому количество петель матки впереди желточников и положение последних являются хорошими диагностическими признаками.

Признаки личиночных стадий до настоящего времени находили мало применения для дифференцирования видов подсемейства *Notocotylinae* из-за того, что циклы развития мало изучены. Различия в размерах тела и хвоста могут быть использованы для определения видов церкариев. Очень хорошим диагностическим признаком служит положение поперечной части экскреторных канальцев относительно медианного глазка. Если происходит нормальное инцистирование церкариев, то диаметр цист является настолько постоянной величиной, что может быть использован для диагноза. Различия в размерах тела, хвоста и цист были использованы Сцидатами (1933) для дифференцирования церкариев, из которых при скармливании соответствующим хозяевам развивались различные виды взрослых трематод. Ротшильд (Rothschild, 1938) подтверждает значение различий в размерах церкариев и отмечает разницу в строении передней поперечной части экскреторных канальцев. Количество пигмента и сроки инцистирования помогают лишь своего рода предварительной идентификации церкариев. Редии этой группы обычно не имеют задних, служащих для передвижения, отростков; обычно редии разных видов имеют большое сходство между собой. У четырех видов, у которых известны материнские спороцисты, они содержат различное количество редий.

Некоторые прежние авторы относили к разным видам взрослых паразитов, найденных у различных хозяев. Это явно неправильно, так как один и тот же вид может развиваться у очень различных хозяев. Например, *N. stagnicolae* — птичья форма — развивается до зрелой стадии у млекопитающих. Сцидаты (1933) высказали предположение, что специфичность бывает особенно выражена в отношении хозяина — моллюска. Мои работы по циклам развития подтвердили это мнение, хотя степень этой специфичности пока не известна» (Herber, 1942).

М. П. Дубинина в работе «Паразитофауна дикого серого гуся» (1948), изучая расположение железистых образований на брюшной поверхности

обнаруженных ею *N. attenuatus*, нашла, что у 82,4% экземпляров их расположение соответствует *Notocotylus*, у 9,5% — по типу *Catatropis* и у 8,1% обнаружен промежуточный характер железистых образований в виде прерывистого валика. На основании этого она считает все изученные ею виды семейства *Notocotylidae* за один вид — *N. attenuatus*, включая сюда и род *Paramonostomum*, как молодой экземпляр *N. attenuatus*. Ею поставлен вопрос о необходимости дальнейшего исследования постэмбрионального развития и закладки вентральных желез, разрешение которого может, по ее мнению, подтвердить произведенное ею отождествление до сих пор разграничивающихся видов. Еркина указывает, что при изучении цикла развития *C. verrucosa* и *N. chionis*, исследуя экземпляры этих видов как от естественно зараженных птиц, так и от опытных, она не встречала половозрелых экземпляров, о которых нельзя было бы сказать, принадлежат ли они к *C. verrucosa* или же к *N. chionis*. Труднее было разобраться в неполовозрелых экземплярах, а подчас и невозможно, особенно если они находятся на стадии развития, когда не появились еще железистые образования на вентральной поверхности и еще слабо развита половая система. Но как только железистые образования становятся различимы, возможно резко разграничить эти два вида, особенно если учесть и развитие личиночных стадий. Поэтому на основании своих наблюдений, проводившихся попутно с изучением цикла развития, Еркина не могла привести данных, подтверждающих положение, высказанное Дубининой.

В другом месте той же работы Дубинина высказывает мысль, с которой нельзя не согласиться: «Детальная ревизия на большом материале представителей семейства *Notocotylidae* из различных хозяев даст много нового в понимании индивидуальной изменчивости паразитов, что поможет разобраться в их систематике. Особенно важно проследить все стадии постэмбрионального развития, в частности закладку и образование у них желез на брюшной стороне тела» (Дубинина, 1948, стр. 171).

Из приведенных высказываний явствует, что в современной системе нотокотилин нет еще критериев для точной дифференцировки отдельных видов, относящихся к родам этого подсемейства.

Если было возможно легко и безболезненно упразднить искусственно созданные Лалем роды *Hindia*, *Naviformia* и *Neoparamonostomum*,— то в отношении синонимизации видов приходится соблюдать чрезвычайно щепетильную осторожность.

Я не склонен огульно, не изучая типовой материал, объединять воедино виды, даже если они морфологически кажутся тождественными. На данном, далеко еще не совершенном этапе развития научной систематики трематод этого делать нельзя.

Поэтому я в данной монографии привожу характеристики и рисунки всех описанных в литературе видов нотокотилин. Это явится ценным материалом для последующих исследователей, которые будут изучать представителей этого сложного семейства.

Диагноз подсемейства *Notocotylinae*

Notocotylidae. На вентральной поверхности либо 3—5 рядов кожных желез, либо кожные железы отсутствуют. Половые отверстия лежат медианно, близ кишечной бифуркации. Половая бурса заключает лишь небольшую часть семенного пузырька. Желточники хорошо развиты, занимают пространства латерально от кишечных стволов, позади середины тела, впереди или позади семенников. Яичник и семенники лежат

в самой задней части тела. Яичник располагается между семенниками, будучи отделен от них кишечными стволами. Петли матки правильными завитками располагаются между кишечными стволами. Паразиты млекопитающих и птиц.

Типичный род: *Notocotylus* Diesing, 1839.

Таблица для определения родов подсемейства *Notocotylinae* Kossack, 1911

1 (2). Желточники переходят заднюю границу семенников и доходят до заднего конца тела. Латеральные ряды вентральных желез отсутствуют, имеются слабо выраженные железы медианного ряда, открывающиеся на килевидном валике . . . . . *Hofmonostomum* Harwood, 1939.
2 (1). Желточники не переходят уровень задней границы семенников.
3 (6). Вентральные железы полностью отсутствуют
4 (5). Имеются 3 вентральных валика . . *Tristriata* Belopolskaia, 1953.
5 (4). Вентральные валики отсутствуют . . . . . *Paramonostomum* Lühe, 1909.
6 (3). Вентральные железы имеются.
7 (8). На вентральной стороне тела располагается 5 рядов хорошо развитых желез . . . . . *Quinqueserialis* (Skvorzov, 1934).
8 (7). Вентральные железы располагаются в 3 ряда.
9 (10). Вентральные железы относительно слабо развиты, не способны выпячиваться. Железы медианного ряда открываются иногда на поверхности одиночного, удлиненного, килевидной формы, валика . . . . . *Catatropis* Odhner, 1905.
10 (9). Вентральные железы хорошо развиты, способны выпячиваться. Медианный килевидный валик отсутствует . . . . . *Notocotylus* Diesing, 1839.

Род *Notocotylus* Diesing, 1839

Синоним: *Notocotyle* Diesing, 1850.

Диагноз рода

Notocotylinae с тремя продольными рядами способных выпячиваться желез на вентральной поверхности тела. Фаринкс отсутствует. Семенники расположены экстрацекально, в задней части тела. Яичник лежит между семенниками; тельце Мелиса — впереди яичника. Петли матки ограничены интрацекальной областью, лежат позади половой бурсы. Семяприемник отсутствует. Часть семенного пузырька заключена внутри половой бурсы; половая бурса никогда не заходит за границу передней половины длины тела. Метратерм достигает около $^1/_3$ длины половой бурсы.

Половое отверстие расположено медианно, либо позади, либо впереди, либо на уровне бифуркации кишечника. Желточники не переходят уровня середины длины тела. Яйца с филаментами на обоих полюсах. Паразиты толстой и слепых кишок птиц и млекопитающих.

Типичный вид: *Notocotylus attenuatus* (Rud., 1809).

Таблица для определения видов рода *Notocotylus* Diesing, 1839

1 (28). Половое отверстие лежит позади бифуркации кишечника.
2 (9). Число вентральных желез не превышает 12 в каждом ряду.
3 (4). В каждом ряду по 5 вентральных желез . . . . . *N. skrjabini* Ablassov, 1953.
4 (3). В каждом ряду по 9—12 вентральных желез.
5 (6). Длина метратерма равна длине половой бурсы . . . . . *N. porzanae* Harwood, 1939.
6 (5). Длина метратерма меньше длины половой бурсы.
7 (8). Длина метратерма достигает $^2/_3$ длины половой бурсы . . . . . *N. seineti* Fuhrmann, 1919.
8 (7). Длина метратерма достигает половины длины половой бурсы . . . . . *N. thienemanni* Szidat et Szidat, 1933.
9 (2). Число вентральных желез превышает 12 в каждом ряду.
10 (13). Число вентральных желез в каждом ряду не менее 21.
11 (12). Яйца достигают 0,015 мм длины и 0,003 мм ширины. Паразиты лебедей (Япония) . . . . . *N. parviovatus* Yamaguti, 1934.
12 (11). Яйца достигают 0,018—0,024 мм длины. Паразиты пастушковых (Европа) . . . . . *N. ralli* Baylis, 1936.
13 (10). Число вентральных желез в каждом ряду от 13 до 17.
14 (17). Передний край желточников далеко не доходит до середины длины тела.
15 (16). Половая бурса тянется назад приблизительно на $^1/_3$ длины тела. В среднем ряду не свыше 15 вентральных желез . . . . . *N. attenuatus* (Rudolphi, 1809) и *N. linearis* (Rudolphi, 1819).
16 (15). Половая бурса тянется назад приблизительно на $^3/_8$ длины тела. В среднем ряду не менее 16 вентральных желез . . . . . *N. indicus* Lal, 1935.
17 (14). Передний край желточников доходит до середины длины тела или переходит этот уровень.
18 (23). Длина метратерма достигает половины длины половой бурсы.
19 (20). Кишечные стволы снабжены мелкими дивертикулами . . . . . *N. urbanensis* (Cort, 1914).
20 (19). Кишечные стволы гладкие, без дивертикулов.
21 (22). Размер цельнокрайного яичника 0,19 × 0,16 мм . . . . . *N. dafilae* Harwood, 1939.
22 (21). Размер лопастного яичника 0,28 мм в диаметре . . . . . *N. magniovatus* Yamaguti, 1934.
23 (18). Длина метратерма превышает половину длины половой бурсы.
24 (25). Длина метратерма достигает $^2/_3$ длины половой бурсы . . . . . *N. noyeri* Joyeux, 1922.
25 (24). Длина метратерма достигает $^3/_4$ длины половой бурсы.
26 (27). Яйца достигают 0,021—0,025 мм длины при ширине 0,014—0,017 мм . . . . . *N. stagnicolae* Herber, 1942.
27 (26). Яйца достигают 0,018—0,020 мм длины при ширине 0,137—0,0145 мм . . . . . *N. intestinalis* Tubangui, 1932.
28 (1). Половое отверстие находится либо кпереди от кишечной бифуркации, либо на уровне последней.
29 (32). Половое отверстие локализуется кпереди от кишечной бифуркации.

30 (31). Длина тела 3,5 мм при ширине 1,1 мм. В каждом ряду по 12—14 желез . . . . . *N. aegyptiacus* Odhner, 1905.
31 (30). Длина тела 1,6—1,8 мм при ширине 0,43—0,56 мм. Средний ряд желез состоит из 13, а латеральный — из 10 желез . . . . . *N. naviformis* Tubangui, 1932.
32 (29). Половое отверстие лежит на уровне кишечной бифуркации.
33 (40). Дно половой бурсы не достигает уровня половины длины тела.
34 (35). Число вентральных желез в каждом ряду 6—8 . . . . . *N. gibbus* (Mehlis, 1846).
35 (34). Число вентральных желез в каждом ряду не менее десяти.
36 (37). В каждом ряду по 10 вентральных желез; длина метратерма равна $^2/_3$ длины половой бурсы . . *N. regis* Harwood, 1939.
37 (36). В каждом ряду по 15—17 вентральных желез.
38 (39). В латеральных рядах по 17 вентральных желез, а в медианном—15. Яичник глубоколопастной, достигает 0,3—0,31 мм. . . . . *N. babai* Bhalerao, 1935.
39 (38). В каждом ряду по 16 вентральных желез. Яичник имеет форму песочных часов и достигает 0,22 × 0,17 мм. . . . . *N. micropalmae* Harwood, 1939.
40 (33). Дно половой бурсы достигает уровня половины длины тела или заходит за этот уровень.
41 (42). Длина метратерма не превышает $^1/_3$ длины половой бурсы . . . . . *N. lucknowensis* (Lal, 1935).
42 (41). Длина метратерма превышает $^1/_3$ длины половой бурсы.
43 (44). Длина метратерма равна $^2/_3$ длины половой бурсы . . . . . *N. chionis* Baylis, 1928.
44 (43). Длина метратерма равна $^3/_4$ длины половой бурсы . . . . . *N. tachyeretis* Duthoit, 1931.

В эту таблицу не включен вид *Notocotylus imbricatus*, у которого в среднем ряду имеется всегда по 14 вентральных желез, а в латеральных рядах по 14—16, т. е. как у *N. attenuatus*. Однако цикл развития этого гельминта протекает иначе, чем у *N. attenuatus*.

Notocotylus attenuatus (Rudolphi, 1809)

Синонимы: *Monostomum lineare* Rud., 1819; *Monostomum attenuatum* Rud., 1809; *Notocotylus triserialis* Diesing, 1839

(Рис. 1)

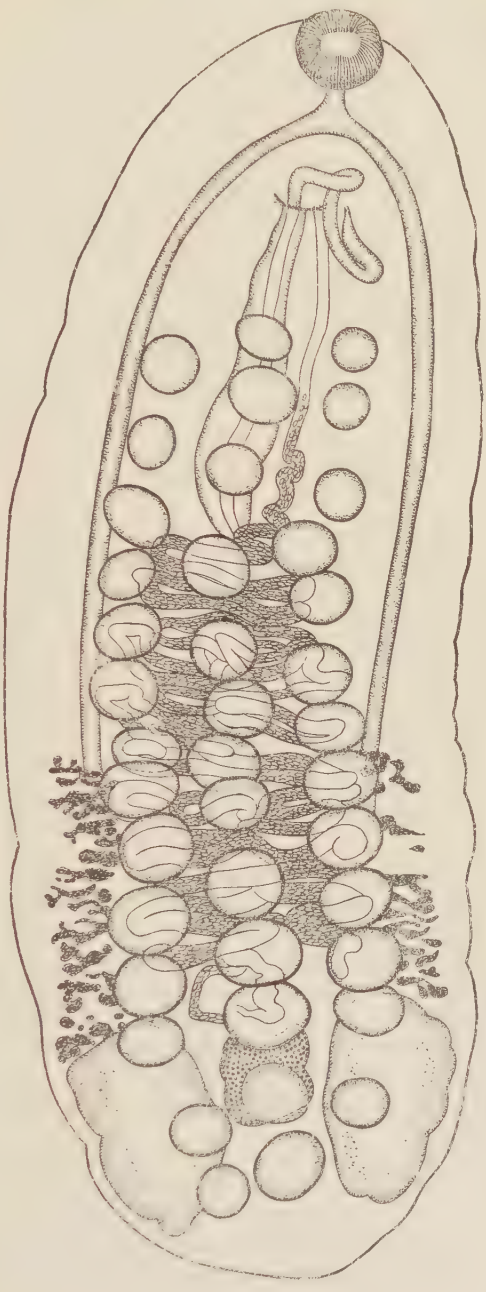
Хозяева: домашние и дикие утки (*Anas platyrhynchos*=*Anas boschas* L.; *Anas b. domestica*; *Anas penelope* L.; *Anas acuta* L.; *Nyroca hyemalis* L.; *Tadorna tadorna*); гуси (*Anser anser dom. Chen hyperboreus*), лебедь (*Cygnus cygnus* L.); реже у домашних кур и у ряда других хозяев, которые, однако, являются сомнительными ввиду того, что многие авторы не дифференцировали виды *Notocotylus* и *Catatropis*.

Локализация: толстая и слепая кишки.

Места обнаружения: Ирландия, СССР.

Встречается у водоплавающей птицы в 17—20%.

Описание вида (по Скрябину, 1923). Тело длиною от 2,0 мм до 5,42 мм при ширине 0,65—1,4 мм. Ротовая присоска 0,105—0,27 × × 0,14—0,21 мм. В боковых рядах кожных желез 13—17 пакетов, в медианном 13—15. Лопастные семенники 0,24—0,80 мм длины, лежат по бокам



1

1. *Notocotylus attenuatus* (Rud., 1809)
(по Горшкову, 1937)

от яичника (также лопастного) и отделены от последнего задними концами кишечных стволов. Задняя часть половой бурсы почти достигает середины тела; длина бурсы 0,77—1,96 мм. Длина метратерма достигает почти половины длины бурсы. Желточники латерально от кишечных стволов лежат между серединой длины тела и передним краем семенников, на протяжении 0,45—1,50 мм. Яйца 0,015—0,021 мм длины и 0,009—0,012 мм ширины; они имеют на обоих полюсах филаменты длиною до 0,26 мм.

Индивидуальная изменчивость *Notocotylus attenuatus*. В 1937 году была опубликована работа И. П. Горшкова, посвященная изучению индивидуальной изменчивости *Notocotylus attenuatus* в целях выяснения, как влияют на изменчивость этой трематоды факторы географический и экологический (приспособление паразита к разным хозяевам). И. П. Горшков изучил материал от пяти хозяев [дом. гусь, дом. утка, обыкн. свиязь (*Anas* = *Mareca penelope*), серая утка (*Anas strepera*) чирок-свистунок (*Anas* = *Nettion crecca*)], собранный в пяти различных географических зонах, включая Восточную Сибирь, Тобольский север, Среднее Поволжье и Нижний Дон.

Длина и ширина тела паразита, по данным Горшкова, укладывается в рамки тех вариаций, которые были приведены выше на основе данных Скрябина.

Что касается изменчивости других органов *Notocotylus attenuatus*, то Горшков говорит следующее: «Некоторые колебания подмечены в размерах ротовой присоски от 0,105 мм до 0,27 мм на 0,14—0,21 мм. Нужно заметить, что размеры ротовой присоски не стоят в зависимости от общих размеров тела. В нашем материале встречались экземпляры длиною 3,675 мм при диаметре присоски 0,245 мм, в то время как другой представитель, по величине значительно превышающий 5,18 мм, имел диаметр присоски меньше 0,21 мм. Наряду с этим имелись и такие экземпляры, которые почти вдвое превышали размер тела, имея незначительную разницу в размерах присосок — длина тела 2,52 мм и диаметр присоски 0,14 мм, второй — 4,2 мм длина тела и 0,1575 мм диаметр присоски.

В описании Скрябина значится наличие кожных желез в боковых рядах от 16 до 17, а в медианном 14—16. На материале от домашних гусей и из различных географических зон подмечены колебания в сторону уменьшения: в боковых рядах от 13 до 17, а в медианном от 13 до 15; нередко число желез медианного и боковых рядов у одного и того же экземпляра совпадают. Длина семенников сильно варьирует в пределах вида от 0,245 мм до 0,805 мм. Расположение семенников в задней части тела и лопастная форма — признаки константные в пределах вида. Соотношение длины и ширины семенников более или менее выдержанно, выражается примерно как 1 : 2.

Размеры яичника колеблются в пределах от 0,1575 мм до 0,385 мм, причем эти колебания идут параллельно вариации длины тела трематоды. Расположение яичника между семенниками и его лопастная форма — признаки константные в пределах всего вида. Что касается половой бурсы, то нередко задний ее отдел достигает почти середины длины тела, а размеры ее варьируют от 0,70 мм до 1,96 мм. Такие широкие колебания стоят в зависимости от развития матки и общей длины тела.

Метратерм достигает почти половины длины половой бурсы. Этот признак более или менее устойчив, хотя и имеются некоторые отклонения. В пределах вида соотношения длины метратерма и длины половой бурсы выразятся как 1 : 1,52—3,16.

Длина и расположение желточников сильно варьируют в пределах вида от 0,455 мм до 1,505 мм. Точно указать переднюю границу желточников затруднительно; во всяком случае она находится несколько кзади от середины тела; задняя же граница всегда касается переднего края семенников, причем иногда два-три фолликула их лежат на семенниках. Форма желточников будет зависеть от их наполнения желточным материалом. При слабом наполнении они представляются древовидными, при сильном же наполнении стенки их растягиваются, принимая вид крупных фолликулов. Длина желточников до некоторой степени связана с общей вариацией длины тела.

Длина яиц, по данным Скрябина, достигает от 0,02 мм до 0,022 мм. Нами подмечено некоторое уклонение в сторону ее уменьшения — от 0,015 мм до 0,021 мм, при ширине 0,009—0,012 мм. Длина филаментов яйца сильно варьирует даже при изучении яиц, собранных у одного экземпляра трематоды. Так, у экземпляра от домашнего гуся в задних петлях матки наибольший размер филаментов достигал 0,65—0,0945 мм, а в передних петлях матки — 0,175—0,26 мм» (Горшков, 1937).

Цикл развития *Notocotylus attenuatus*

Цикл развития *Notocotylus attenuatus* изучался несколькими исследователями.

Жуайэ в 1922 году доказал, что промежуточным хозяином этой трематоды в условиях Франции является моллюск *Planorbis rotundatus.*

Яйца этой трематоды выделяются птицей во внешнюю среду, причем из них на 4-й день выплупляется мирацидий со стилетом, который проникает в тело моллюска, образуя в печени последнего на 11-й день сферическую спороцисту, содержащую две редии на различных стадиях развития. Спороциста растет, увеличивается в размере, достигает 0,2 мм в диаметре. Две заключенные в ней редии располагаются так, что передний конец одной соприкасается с задним концом другой. Через определенный срок редии покидают спороцисту, растут и достигают 1 мм длины. В них развиваются церкарии, которые достигают 0,20—0,35 мм длины и 0,10—0,13 мм ширины; они снабжены хвостовым придатком, достигающим 0,05—0,06 мм длины. Перед инцистированием хвост у церкариев отпадает. Адолескарии достигают 0,11—0,12 мм в диаметре, снабжены толстой оболочкой. Жуайэ скармливал утятам зараженных *Planorbis rotundatus.* Через 13 дней в кишечнике дефинитивных хозяев развивались трематоды. Матиас (Mathias, 1930), изучая цикл развития *Notocotylus attenuatus,* установил в качестве промежуточного хозяина другого моллюска — *Limnaea limosa.* Церкарии, по словам Матиаса, инцистируются не на теле моллюска, а на предметах, погруженных в воду, как то имеет место у *Fasciola hepatica.*

Л. и У. Сцидат своими экспериментами выяснили, что промежуточным хозяином *Notocotylus attenuatus* является моллюск *Limnaea palustris.*

В 1938 году расшифровкой цикла развития *Notocotylus attenuatus* занимался Ямагути, установивший, что промежуточным хозяином этой трематоды в условиях Японии является моллюск *Bullinus striatulus japonicus.*

Ямагути экспериментировал с церкариями, развившимися в этом моллюске. Тело церкария очень подвижное, могущее вытягиваться или же становиться круглым. Достигают церкарии 0,12—0,35 мм длины при ширине 0,1—0,14 мм, в зависимости от степени сокращения. С каждой стороны

переднего конца расположено по несколько коротких волосков. Задний конец переходит у корня хвоста в маленький отросток, снабженный маленькой, способной выпячиваться и выстланной тонкими шипами ямкой. Пигментные клетки лежат везде непосредственно под кутикулой, в глубине области шейки и вокруг кишечных стволов. На уровне окончания пищевода, дорзально, расположена одна пара глазков, со светлым вдавлением на дорзо-медианном конце. Цистогенные клетки заполняют все тело, вытесняя собственно паренхиматозные клетки в передний его отрезок. Головные ганглии расположены дорзально по обеим сторонам заднего конца пищевода, а поперечная комиссура проходит дорзально над пищеводом, непосредственно позади медианного пигментного пятна. Передние нервные тяжи проходят между ротовой присоской и глазками вперед, а задние тянутся назад по вентральной стороне кишечных стволов. Ротовая присоска терминальная, достигает 0,024—0,027 мм в диаметре. Фаринкс отсутствует, пищевод короткий, кишечные стволы оканчиваются слепо на небольшом расстоянии от заднего конца тела. Экскреторный пузырь состоит из медианного ствола и двух ветвей, тянущихся вперед по дорзальной стороне кишечных стволов; эти ветви соединяются дорзально от развилка кишечника в медианную ветвь, доходящую до заднего конца ротовой присоски. Из дорзальной стороны заднего конца пузыря отходит канал, который, пройдя $^1/_3$ длины хвоста или несколько больше, разделяется на две короткие ветви, открывающиеся наружу дорзо-латерально. Половой зачаток, в виде маленького компактного скопления клеток, лежит непосредственно впереди экскреторного ствола, между задними концами кишечных стволов; он соединен медианным клеточным тяжом с половым отверстием, лежащим непосредственно позади развилка кишечника. Простой, постепенно суживающийся к заднему концу хвост прикреплен к телу дорзально; длина хвоста в живом состоянии 0,17—0,35 мм при ширине 0,027—0,036 мм, а в полностью вытянутом состоянии он достигает 0,425 × 0,045 мм. Интересно, что когда тело вытягивается — хвост сокращается, и наоборот. Под кутикулой хвоста лежат хорошо развитые продольные мышцы, а по средней оси два продольных ряда длинных клеток.

Вполне развитые редии, массивного строения, лишены латеральных выпячиваний стенки тела; они достигают в фиксированном состоянии 0,5—0,85 × 0,15—0,25 мм. На их переднем конце расположены многочисленные мелкие кутикулярные бородавочки, несущие по одному чувствительному волоску; они тянутся до уровня заднего конца фаринкса. Родильное отверстие расположено непосредственно сзади фаринкса. Ротовое отверстие лежит терминально и ведет в овальный фаринкс длиною 0,09—0.054 мм и шириною 0,036—0,05 мм, за которым следует короткий, узкий пищевод, окруженный железистыми клетками. У живых экземпляров по обеим сторонам фаринкса видны две длинные железистые клетки. Простой, умеренной ширины, кишечник выстлан одним слоем кубического эпителия и почти достигает заднего конца тела. В полости тела редий находятся несколько вполне развитых церкариев, а также на разных стадиях развития. Ямагути обнаружил по одной паре мерцательных клеток с каждой стороны церкария: одну на уровне начала кишечника, а вторую позади середины тела.

Свободно плавающие церкарии способны инцистироваться на предметном стекле или на стенке стеклянного сосуда. Циста совершенно круглая; стенка ее состоит из пяти плотно прилегающих одного к другому слоев. Наружный слой диаметром 0,175—0,225 мм, студенистой консистенции, различается только в живых экземплярах; второй слой — диаметром

0,160—0,175 мм и толщиной 0,01—0,015 мм, тонкозернистый, с испещренной точечками поверхностью; третий слой — диаметром 0,135—0,150 мм, толщиной 0,015—0,02 мм, слоистый; четвертый слой — диаметром 0,085—0,11 мм и толщиною 0,0015—0,002 мм, сильно светопреломляющий; пятый слой — нежный, непосредственно прилегает к адолескарию.

Двум уткам Ямагути скормил многочисленных адолескариев. У утки, забитой через 23 дня после скармливания цист, было найдено около 60 зрелых паразитов длиною до 4,4 мм. У утки, забитой через 63 дня,— только 5 экземпляров длиною в 5 мм. Паразиты эти несут на вентральной стороне тела 15 железистых пакетов в среднем ряду, 16—17 в правом и 15—17 в левом. Яйца, не считая филаментов на полюсах, достигали в длину 0,018—0,021 мм при ширине 0,01—0,012 мм.

Литература: Joyeux, 1922; Скрябин,1923; Mathias, 1930; Горшков, 1937; Yamaguti, 1938, стр. 288—289.

Notocotylus aegyptiacus Odhner, 1905

Синоним: *Monostomum verrucosum* Looss, 1896, pro parte

Хозяин: домашняя утка.
Локализация: кишечник.
Место обнаружения: Африка (Египет).

Описание вида (по Однеру, 1905). Максимальная длина тела 3,5 мм при ширине 1,1 мм. Ротовая присоска около 0,2 мм в диаметре. В каждом ряду 12—14 пакетов желез. Вооружение кутикулы, как у *N. attenuatus*. Половые отверстия посередине между развилком кишечника и передней частью тела. Половая бурса короткая, едва выходящая за пределы первой четверти тела. Семенной пузырек не извитой. Простатическая часть небольшая, шарообразная. Циррус короткий. Метратерм и желточники, как у *N. attenuatus*. Яйца 0,02 мм длины.

Литература: Odhner, 1905.

Notocotylus anatis Ku, 1937

Хозяин: домашняя утка.
Локализация: слепые кишки.
Место обнаружения: Китай.

В нашем распоряжении не было литературы, касающейся описания этого паразита.

Литература: Ku, 1937.

Notocotylus babai Bhalerao, 1935

Синонимы: *Hindia babai* (Bhalerao, 1935) Lal, 1936; *Hindolana babai* (Bhalerao, 1935) Strand, 1942

(Рис. 2)

Хозяин: *Milvus migrans govinda* (хищная птица).
Локализация: слепые кишки.
Место обнаружения: Индия (Бирма).

Описание вида (по Балерао, 1935). Тело маленькое, удлиненное, эллипсоидное, длиною 3,83 мм при максимальной ширине 0,93 мм на небольшом расстоянии от переднего конца. Латеральные края на небольшое расстояние от переднего конца и задний край тела слегка загибаются

в вентральную сторону. Кутикула на вентральной и латеральной поверхностях покрыта мелкими шипиками. Ротовая присоска субтерминальная, достигает 0,2 × 0,16 мм. Длина пищевода 0,12 мм. Слегка извилистые кишечные стволы оканчиваются на расстоянии 0,265 мм от заднего конца тела. Имеются три ряда вентральных желез, по 17 желез в каждом латеральном ряду и 15 желез в медианном. Семенники удлиненные, глубоколопастные, расположены симметрично кнаружи от кишечных стволов в задней части тела; размер их достигает 0,535—0,545 × 0,24—0,275 мм. Vasa efferentia начинаются у внутреннего переднего края семенников и соединяются впереди тельца Мелиса в vas deferens. Последний идет вперед на значительном расстоянии и, расширяясь, образует извитой семенной пузырек, направляясь к половой бурсе. Половая бурса удлиненная, колбовидная, достигает 1,09 мм длины. Половое отверстие находится вентрально от развилка кишечника на медианной линии. Семенной пузырек заходит на небольшое расстояние в задний конец половой бурсы. Простатическая часть широкая, длиною 0,435 мм. Узкий мышечный, выворачивающийся циррус достигает 0,575 мм длины.

Глубоколопастной яичник достигает 0,3—0,31 мм, расположен медианно между обоими семенниками. Тельце Мелиса достигает 0,235 × × 0,165 мм, т. е. меньше яичника, лежит непосредственно впереди последнего. Яйцевод выходит из переднего края яичника и вскоре переходит в матку, которая тянется в переднем направлении, образуя 18 поперечных петель, из которых семь или восемь расположены в зоне желточников, а остальные впереди них. За исключением 1—2 петель, пересекающих с левой стороны латерально кишечный ствол, все петли матки лежат между кишечными стволами, от тельца Мелиса до заднего конца половой бурсы. Длина метратерма достигает 0,56 мм, т. е. почти половины длины половой бурсы. Имеется лауреров канал; семяприемника нет. Фолликулярные желточники располагаются экстрацекально, за исключением заднего фолликула левой стороны, лежащего в зоне между кишечными стволами; они тянутся от переднего края семенников до передних $^3/_5$ длины тела. Поперечные желточные протоки и желточный резервуар расположены дорзально от тельца Мелиса. Яйца, с длинным филаментом на каждом полюсе, достигают 0,014—0,017 × 0,008—0,011 мм, не считая филаменты.

Главная часть экскреторной системы состоит из короткого пузыря, разделяющегося на две главных латеральных ветви позади яичника. Экскреторное отверстие расположено медианно на дорзальной поверхности тела, близ его заднего конца.

Литература: Bhalerao, 1935, стр. 1—3; Lal, 1936; Strand, 1942.

Notocotylus chionis Baylis, 1928

Синоним: *Hindia chionis* (Baylis, 1928) Lal, 1935

(Рис. 3 и 4)

Хозяева: домашний гусь (*Anser anser dom.*) и птица *Chionis alba*.

Локализация: слепые кишки.

Места обнаружения: Южная Америка, Англия, СССР.

Описание вида (по Горшкову, 1937, от домашнего гуся Горьковской области). Крупные трематоды 5,25—6,755 мм длины, с закругленным задним концом тела. Ширина тела в области семенников 1,225—1,75 мм, на уровне полового отверстия 0,77—1,19 мм. Кутикула на дорзальной поверхности тела гладкая, на вентральной же усажена маленькими шипиками. На вентральной поверхности тела находятся три ряда

довольно развитых пакетов кожных желез. Число кожных желез в боковых рядах варьирует от 20 до 23, в медианном же ряде от 18 до 21. Железы расположены в три правильно идущих ряда, причем задняя пара боковых рядов заходит за последнюю железу медианного ряда и находится на расстоянии 0,70—0,91 мм от головного конца. Неравной величины кожные железы имеют круглую, но чаще овальную форму. Продольное отверстие желез совпадает с продольным диаметром. Наибольший диаметр, 0,245—0,350 мм, имеют железы медианного ряда, преимущественно 3—4 от заднего конца, или 5—6 желез боковых рядов. К железам с наименьшим (0,070—0,1225 мм) диаметром будет относиться передняя пара. Продольный диаметр почти круглой ротовой присоски 0,175—0,270 мм, поперечный диаметр 0,175—0,262 мм. Фаринкс отсутствует. Короткий пищевод ведет в два кишечных ствола; последние идут по латеральным сторонам тела трематоды; в задней четверти тела они резко сближаются, как бы уступая место семенникам, и, не доходя до конца тела, слепо заканчиваются.

Семенники часто неравной величины, в три раза превышают размер яичника, достигая 0,875—1,25 мм в длину и 0,402—0,63 мм в ширину, располагаются в задней части тела, латерально от кишечных стволов. Латеральные края семенников глубоколопастные. Продольный диаметр крупного яичника 0,402—0,49 мм, поперечный — 0,312—0,42 мм; он лежит между семенниками, отграничиваясь от последних кишечными трубками. Соотношение длины яичника и семенников выражается как 1 : 3. Тельце Мелиса располагается дорзально и впереди яичника, почти касаясь задним краем последнего (Бейлис указывает расположение тельца Мелиса позади яичника).

Желточники длиною 1,4—1,82 мм располагаются латерально, начинаясь от переднего края семенников, и простираются вперед почти до середины длины тела. Фолликулы желточников имеют разнообразную форму, в зависимости от их наполнения.

Половое отверстие находится на расстоянии 0,385—0,525 мм от головного конца, на уровне развилка кишечника. Мощно развитая половая бурса длиною 1,715—2,1 мм; ее максимальная ширина 0,192—0,262 мм. Семенной пузырек делает несколько извивов в задней части половой бурсы. Простатическая часть цилиндрическая; циррус покрыт шипиками. Метратерм длиною 0,84—1,05 мм, с гладкой внутренней стенкой, наружная имеет складки и окружена группами клеток. Соотношение длины метратерма и половой бурсы 1 : 1,8—2,1.

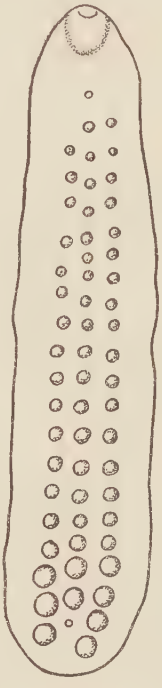
Матка, начинаясь от передних краев семенников, располагается между кишечными ветвями, делая несколько правильно сложенных петель, наполненных яйцами. Впереди петли матки граничат с задней частью половой бурсы. Многочисленные яйца с длинными филаментами; последние, по наблюдениям Горшкова, не могут считаться величиной постоянной. При массовых промерах, длина филаментов колебалась в пределах одного и того же экземпляра (трематоды). Наибольший размер филаментов у яиц в задних петлях матки варьировал от 0,054 до 0,096 мм; ближе к выводным путям размер несколько больше, а в выводных путях размер филаментов яиц достигал (максимально) 0,195—0,33 мм. Яйца овальной формы, 0,018—0,021 мм длины (без филаментов) и 0,012 мм ширины.

Описание вида (по Еркиной, 1953) [1]. Тело удлиненной, с округлыми передним и задним концами. Длина тела достигает от 4,650 мм до

[1] Публикуется впервые.

2

а



б

3

2. *Notocotylus babai* Bhalerao, 1935 (по Балерао, 1935)
3. *Notocotylus chionis* Baylis, 1928 (по Бейлису, 1928)
а — общий вид; *б* — расположение вентральных желез

9,450 мм (измерение по свежим экземплярам). К переднему концу тело немного сужено. Ширина тела в области семенников достигает 1,050—1,950 мм, а в области полового отверстия 0,825—1,450 мм. На брюшной поверхности тела расположено три продольных ряда хорошо развитых железистых сосочков. Железистый сосочек представляет собою скопление одноклеточных желез, открывающихся в углубления удлиненной формы, расположенные своим большим диаметром в поперечном направлении по отношению к длине тела. Эти ямки способны выпячиваться, образуя выступающие на поверхности сосочки. У крупных экземпляров они видны и невооруженным глазом.

Количество железистых сосочков в боковых рядах колеблется от 19 до 26, а в среднем ряду — от 19 до 22. Характерно и их расположение. Первая пара железистых сосочков боковых рядов расположена приблизительно в середине первой четверти длины тела, на уровне полового отверстия или немного кзади от него. Она всегда заходит вперед за первый сосочек среднего ряда. Расстояние от переднего конца тела до первой пары железистых сосочков колеблется от 0,450 до 1,100 мм. Последняя пара железистых сосочков расположена ближе к срединной линии тела и находится на расстоянии 0,120—0,300 мм от заднего конца тела. Первая железа среднего ряда расположена между первой и второй парами боковых железистых сосочков, а последняя — между второй и третьей парой боковых сосочков от заднего конца. Это характерное расположение железистых сосочков наблюдается и у молодых, и у половозрелых особей.

Наиболее мелкими являются железистые сосочки первой и последней пары боковых рядов; их диаметр достигает 0,075—0,150 мм. Наиболее крупные железистые сосочки расположены в области половых желез; их диаметр — от 0,225 мм до 0,300 мм. Кутикула брюшной поверхности покрыта шипиками, направленными остриями назад; видны они лишь на свежих объектах.

В углублении ротовой присоски, диаметр которой достигает от 0,150 мм до 0,450 мм, открывается ротовое отверстие. Короткий пищевод перед половым отверстием разветвляется на две кишечные ветви, идущие вдоль тела и слепо оканчивающиеся у заднего конца тела. В области переднего края семенников кишечные ветви изгибаются к средней линии тела и располагаются затем медианно от семенников.

Мужская половая система представлена двумя семенниками, расположенными в задней части тела латерально от кишечных ветвей. Семенники продолговатой формы, с глубоколопастной латеральной стороной и гладкой медианной; их длина 0,675—1,800 мм, при ширине 0,300—0,750 мм. Семявыносящий канал перед вхождением в половую бурсу образует извитой семенной пузырек, который частично заходит в заднюю часть бурсы.

Половая бурса 1,270—2,800 мм длины при наибольшей ширине 0,150—0,300 мм; она достигает середины второй четверти длины тела, но бывают и отклонения от этого расположения.

Половое отверстие расположено позади развилка кишечника, на расстоянии 0,515—0,945 мм от переднего конца тела.

Циррус усажен концентрическими рядами шипиков длиной 0,002 мм. При выпячивании цирруса они обращены остриями назад. Мужское половое отверстие открывается рядом с женским в общий резервуар чашеобразной формы, открывающийся общим отверстием наружу.

Яичник овальной формы, со слабо выраженными лопастями, расположен в задней части тела, между семенниками. Его длина достигает

0,315—0,550 мм при ширине 0,240—0,500 мм. Яйцевод кпереди от тельца Мелиса переходит в матку, расположенную вдоль тела правильными поперечными петлями. У начала половой бурсы петли матки располагаются несколько кпереди от основания половой бурсы. Количество петель матки—23—25. Приблизительно на уровне середины половой бурсы матка переходит в метратерм. Длина метратерма колеблется. У некоторых экземпляров он доходит до середины бурсы, у других достигает почти $^2/_3$ длины последней.

Желточники расположены латерально и начинаются от середины длины тела, простираясь назад до семенников. Они представлены группой хорошо выделяющихся довольно крупных округлых фолликулов, от которых отходят мелкие желточные каналы, соединяющиеся с каждой стороны в поперечные желточные протоки. Последние расположены над тельцем Мелиса и в средней части образуют желточный резервуар. Длина желточников от 1,650 мм до 2,800 мм. Расстояние от переднего конца тела до желточников 1,605—4,650 мм; заканчиваются желточники на расстоянии 0,825—2,400 мм от заднего конца тела. Тельце Мелиса располагается между яичником и первыми петлями матки, достигая 0,270 мм в диаметре.

Цикл развития *Notocotylus chionis* (по Еркиной, 1953)[1]

Советскому гельминтологу Еркиной принадлежит заслуга в деле расшифровки цикла развития *Notocotylus chionis*. Она установила, что облигатным промежуточным хозяином этой трематоды является моллюск *Bithynia leachi*.

Моллюск *Bithynia tentaculata* тоже может служить промежуточным хозяином *Notocotylus chionis*, но в значительно меньшем проценте, так что его приходится указывать в качестве факультативного промежуточного хозяина.

Строение яйца. Яйца *N. chionis* по форме овальны и снабжены, как правило, двумя филаментами.

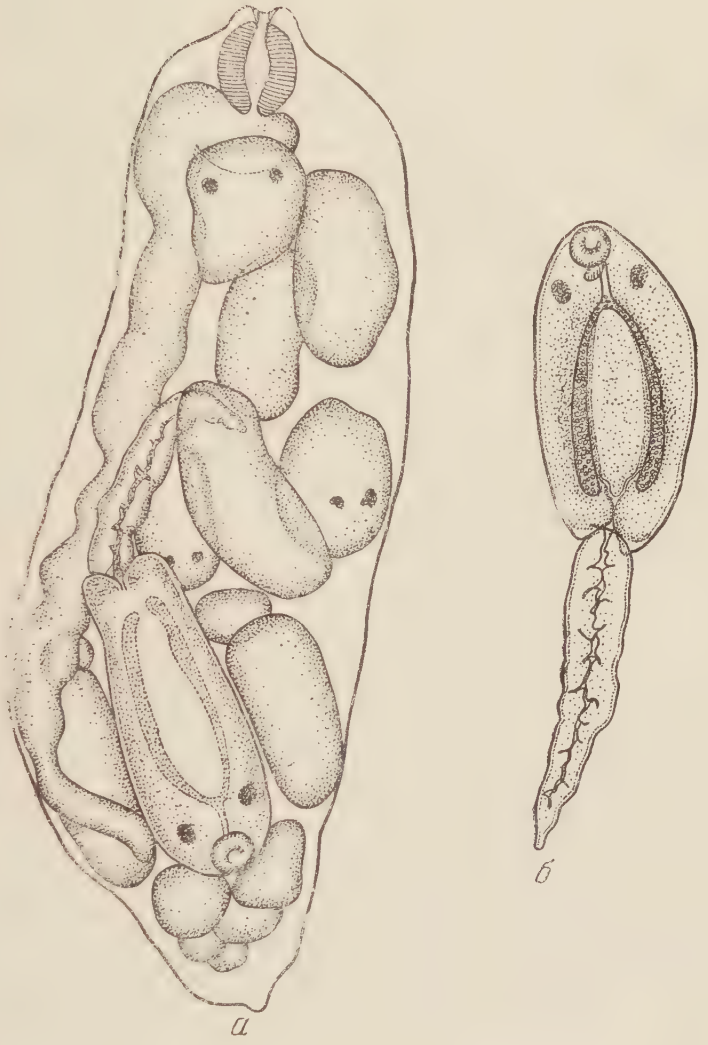
Еркина приводит следующие данные, касающиеся размеров яиц *N. chionis* (в миллиметрах):

	Из первой петли матки	Из последней петли матки
Длина яйца	0,020—0,023	0,020—0,023
Ширина яйца	0,013	0,012—0,013
Длина филаментов . .	0,018—0,0120	0,225—0,315
Состояние зародыша . .	Зародыш на первых стадиях дробления	Зародыш сформирован

Эти данные указывают, что яйцо, будучи сформировано, не увеличивается в размерах. Филаменты же растут по мере продвижения яйца в матке.

Развитие яйца. Зародыш в яйце формируется по мере прохождения яйца до последней петли матки. В первой петле матки зародыш находится на первых стадиях дробления. В последних петлях зародыш вполне сформирован. Он представляет собою прозрачное тело, передняя

[1] Публикуется впервые.



4. *Notocotylus chionis* Baylis, 1928 (по Еркиной, 1953)
а — редия; *б* — церкарий

часть которого представлена расширенной «головкой», переходящей в длинную хвостовую нить. Длина головки 12 μ при ширине 6 μ. Длина хвостовой части 46 μ при ширине 2 μ. Тело не имеет ни ресничного покрова, ни стилетных образований.

В яйцевых оболочках зародыш лежит дважды свернутым. «Головка» расположена в средней части яйца и обвита хвостовой нитью. Крышечка плотно закрывает яйцо. Сильный нажим иглой на покровное стекло чаще вызывает трещину в оболочках яйца, а крышечка не открывается.

Если взять яйца, выброшенные во внешнюю среду, то при таком же нажиме на них покровного стекла изредка крышечка открывается.

Еркиной удалось только два раза таким путем открыть крышечку. В этом случае зародыш, как пружинка, выскакивает из яйца, развертывается и остается так же неподвижен, как лежал и в оболочках яйца.

Личиночные стадии. Редии *N. chionis* развиваются обычно (но не исключительно) в моллюске *Bithynia leachi*. Длина зрелых редий колеблется от 0,450 мм до 1,450 мм при ширине от 0,185 мм до 0,315 мм; диаметр фаринкса — от 0,060 × 0,070 мм до 0,105 × 0,090 мм; расстояние от ротового отверстия до фаринкса 0,010—0,020 мм.

Окраска редий *N. chionis* в зрелом состоянии бледная, желто-оранжевая, а в молодом возрасте серая, сходна с окраской редий *C. verrucosa*. Кишка редии тонкая, занимающая не более половины ширины тела, а количество созревших в ней церкариев в большинстве случаев два-четыре. Встречаются редии и с одним развитым церкарием, и с пятью, и, редко, с шестью церкариями.

Сформированные церкарии слабо пигментированы, но боковые пигментные глазки, расположенные на уровне развилка кишки, имеют резкие контуры и хорошо видны.

Срок развития редий до момента выделения ими церкариев — 25 дней. Вскрытие подопытного моллюска на 16-й день после заражения показало, что в редиях церкарии уже сформировались, но были еще неподвижными.

Наряду с малоподвижными, незрелыми церкариями, в печени моллюска находится небольшое количество зрелых церкариев, готовых к выходу из моллюска. Они активно передвигаются благодаря быстрому движению хвоста и сокращению тела. Зрелые церкарии выходят в воду.

Тело зрелых церкариев *N. chionis* сильно пигментировано, но цвет пигмента иной, чем у церкариев *C. verrucosa*. Окраска зрелых церкариев *N. chionis* зеленовато-коричневая. Размеры их меньше церкариев *C. verrucosa*. Две более темных пигментных полосы располагаются вдоль тела параллельно кишечным стволам. Появившийся средний пигментный глазок светлокоричневый.

Размеры зрелых и незрелых церкариев *Notocotylus chionis* из моллюска *Bithynia leachi* (в миллиметрах)

	Незрелые церкарии	Зрелые церкарии
Длина тела	0,210—0,360	0,255—0,345
Ширина »	0,135—0,195	0,120—0,240
Длина хвоста	0,180—0,375	0,180—0,450
Ширина »	0,045—0,075	0,045—0,075
Диаметр присоски	0,040—0,042	0,033—0,040
Диаметр. боков. пигм. глазков	0,010—0,012	0,010—0,020

Если сопоставить размеры церкариев в зрелом состоянии и незрелом, то видно, что рост, увеличение размеров, происходит очень незначительно или совсем не происходит, в то время как развитие более значительно. Отметим появление интенсивной пигментации тела, развитие третьего пигментного глазка, конусообразных выступов на конце тела, развитие активности движений, тонкого слизистого покрова всего тела, повидимому, облегчающего движение церкариев в воде. Все эти новые признаки зрелого церкария являются ответными со стороны организма, возникшими в процессе филогенеза вида, на ту новую среду, в которую церкарий попадает из моллюска; они являются ответом организма на переход от паразитического образа жизни к свободной жизни в водной среде.

Длительные наблюдения показали, что церкарии выходят из моллюска главным образом в утренние часы — в 8—9 часов утра, и реже в 12—14 часов. В вечернее время церкарии не выходят.

Вышедшие в воду церкарии быстро плавают, перемежая плавание с ползанием по дну аквариума.

Помещение церкариев в глубокий слой воды — пробирку, наполненную на 15 см водой, показало, что церкарии не поднимаются в верхние слои воды, а остаются у дна пробирки. При быстром перевертывании пробирки, предварительно закрытой пробкой, церкарии оказывались в верхнем слое воды и в течение одной-двух минут они все опускались на дно. Таким образом, оказалось, что постоянным местом их обитания является придонный слой воды.

Наблюдение Еркиной над церкариями в аквариумах показало, что церкарии находятся у дна аквариума со стороны источника света.

При повороте аквариума к источнику света его противоположной стороной, церкарии переплывают вновь на освещенную сторону.

Таким образом, Еркиной было установлено, что церкарии реагируют на степень освещения. Их привлекает более сильный свет, но, приплывая к освещенному участку, они уходят и держатся на участке с рассеянным светом, но не на ярком солнечном освещении. Это подтверждается и наблюдениями в открытом аквариуме, где церкарии, находясь на его освещенной стороне, держатся обычно под прикрытием листиков элодеи или раковины моллюска. Рецепторами, воспринимающими световое раздражение, повидимому, являются пигментные глазки церкария.

Выход церкариев из моллюска происходит в течение одного, двух и трех часов, так что первые вышедшие церкарии уже пиццируются ко времени выхода последних церкариев. Количество церкариев, выходящих за один раз из моллюска, очень изменчиво и зависит от интенсивности заражения моллюска. Из интенсивно зараженного моллюска выходило в среднем по 38 церкариев, хотя были дни, когда выходило менее 10 церкариев и были случаи выхода 100—120 церкариев.

Из моллюска со слабой интенсивностью заражения выходило в среднем по 11 церкариев. В этом случае выхода свыше 80 церкариев за один раз не наблюдалось.

Интервалы выхода церкариев из моллюска колеблются от 1 до 7 дней и очень редко 8—9 дней. Наблюдения за зараженными моллюсками показали, что из 75 наблюдавшихся случаев выхода церкариев из одного моллюска, через один сутки церкарии вышли 32 раза, через двое суток — 15 раз, через трое суток — 11 раз, через четверо суток — 5 раз, через пять суток — 4 раза, через шесть суток — 1 раз, через семь суток — 4 раза, через восемь суток — 1 раз и через девять суток — 1 раз. Таким образом, наиболее часто церкарии выходят через одни-трое суток.

В редких случаях наблюдался выход церкариев два раза в день — утром и днем. В лабораторных условиях продуцирование редиями церкариев происходило в течение всего года (непрерывные наблюдения проведены с октября 1950 года по апрель 1951 года). Наибольшее продуцирование церкариев и выход их из моллюска приходится на март-апрель как по количеству вышедших церкариев, так и по частоте выходов из моллюсков.

Таким образом, на продуцирование церкариев редиями оказывает влияние время года.

Продуцирование редиями церкариев начинает сильно увеличиваться в весеннее время. В середине лета и к осени оно снижается, доходя до минимума в декабре-феврале.

Инцистирование церкариев. Жизнь церкариев в водной среде длится от 30 минут до нескольких часов. Время наступления инцистирования церкариев зависит от различных условий среды. Так, при солнечном освещении инцистирование наступает уже через 30 минут после выхода церкариев, причем наибольшее время свободной стадии при солнечном освещении длится три часа. При рассеянном свете, в пасмурную погоду, инцистирование наступает не ранее чем через два часа, и наибольшее время свободной стадии церкариев при этом освещении доходит до 6 часов.

Проверка опытным путем времени наступления инцистирования в затемненном аквариуме показала, что церкарии *Notocotylus chionis* инцистируются лишь через четыре часа 30 минут или через пять часов.

На время пребывания церкариев в свободном состоянии влияет и количество воды. Так, церкарии, взятые с каплей воды на предметное стекло, инцистируются через одну-три минуты, несмотря на то, что вода в капле пополнялась и подсыхания капли не происходило. Следовательно, не отсутствие воды, а ее малое количество вызвало наступление инцистирования церкариев. При подсыхании воды немедленно наступает инцистирование.

Таким образом, процесс цистогонии церкариев наступает в зависимости от внешних условий — света, количества воды. Срок свободной жизни церкариев *N. chionis* может длиться от 30 минут до 6 часов.

Незрелые церкарии, взятые из печени моллюсков и помещенные в воду, или совсем не образуют цисты, или выделяют лишь первую — стекловидную оболочку, во много раз тоньше нормально выделенной первой оболочки. Дальнейшего полного инцистирования не происходит.

Местом оседания церкариев при превращении их в адолескариев является главным образом дно аквариума с его освещенной стороны, в меньшей мере растения и в еще меньшей степени стенки аквариума. Но и здесь сказывается влияние внешних факторов. В затемненном аквариуме оседание церкариев на водных растениях больше, чем в освещенных аквариумах. На поверхности воды (поверхностной пленке) церкарии не инцистируются. Еркина посыпала на поверхность воды аквариума тонкий слой нарезанной сухой травы и через определенный срок просматривала в бинокулярную лупу поверхность этой травы. Адолескариев ни в одном случае не было обнаружено. Это убедило ее в отсутствии инцистирования церкариев в поверхностных слоях воды. Этот момент в развитии *N. chionis* был исследован Еркиной и в естественных условиях — в пруду, где обитают промежуточные хозяева.

С этой целью она исследовала поверхность водных растений, в частности элодеи, на наличие адолескариев. При этом были исследованы придонные и верхушечные части растений с середины пруда и у берегов. Затем, путем выборочных проб было проведено исследование верхнего слоя

ила. Эти данные показали, что в естественных условиях инцистирование церкариев на элодее происходит в очень небольшом количестве, а главным местом оседания церкариев является дно водоема.

При наступлении момента инцистирования церкарии закрепляются на субстрате, причем передний конец тела фиксируется к предмету присоской, а задний, двумя хвостовыми выступами тела. При волнообразных, сильных сократительных движениях всего тела начинается выделение цистогенными клетками эпителия первой прозрачной стекловидной оболочки. Она выделяется одновременно по всей поверхности тела, кроме ротовой присоски, на месте которой остается небольшая выемка в наружном слое первой оболочки. Затем церкарий открепляется от субстрата и, проделывая вращательные движения с волнообразным же сокращением изгибающегося тела, продолжает выделение первой и последующих оболочек. Выделение первой оболочки длится от 20 до 45 минут.

Вторая оболочка, волокнистая, выделяется в виде овальных гранул зеленоватого цвета. Гранулы постепенно уплотняются. К моменту окончания выделения второй оболочки она имеет исчерченность и зеленоватую окраску. Выделение второй оболочки длится от 1 часа до 1 часа 30 минут.

Третья, тонкая, плотная оболочка формируется в течение 1—2 часов. Затем выделяется четвертая оболочка, сходная с третьей, формирование которой заканчивается через 1 час — 1 час 30 мин.

Третья и четвертая оболочки не соприкасаются между собою и расположены на расстоянии 1,5—2 μ друг от друга.

Пятая, очень тонкая, оболочка непосредственно прилегает к зародышу, и о наличии ее можно судить лишь при активном движении зародыша, когда он не соприкасается с уже образовавшейся четвертой оболочкой.

Таким образом, в течение от 3 часов 30 минут до 6 часов формируется адолескарий.

Движения зародыша после образования оболочек постепенно замедляются и через 1—2 часа он лежит неподвижно.

Если на адолескарий подействовать сильным светом (через конденсатор микроскопа), зародыш начинает шевелиться.

Хвост церкария в первый момент образования стекловидной оболочки отделяется от тела и остается прикрепленным к оболочке, производя активные зигзагообразные движения. Через некоторое время он отрывается.

Опыты Еркиной показывают, что адолескарии *N. chionis* и *C. verrucosa* очень неустойчивы к сухости.

Адолескарии, открепленные от субстрата, гибнут все до одного в течение полутора суток. Адолескарии, не открепленные от субстрата, в течение этого же времени частично выживают.

При ярком солнечном освещении адолескарии в течение суток все погибают, а при высокой температуре +23° и освещении рассеянным светом частично выживают.

Литература: Baylis, 1928; Lal, 1935; Горшков, 1937.

Notocotylus dafilae Harwood, 1939

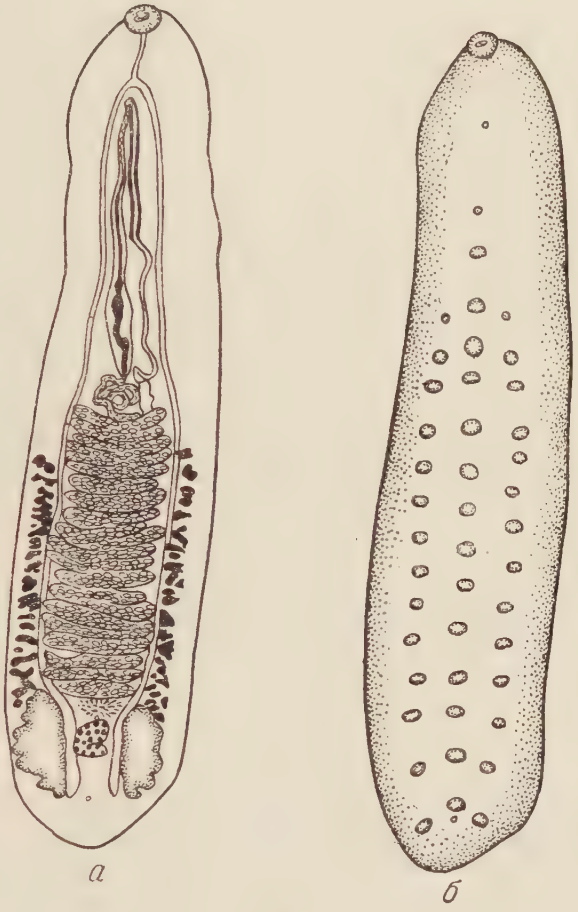
(Рис. 5)

Хозяин: шилохвость (*Anas* = *Dafila acuta*).

Локализация: слепые кишки.

Место обнаружения: Северная Америка (Теннесси).

Описание вида (по Гарвуду, 1939). Тело продолговатое, достигает 3,0—3,35 мм длины при ширине 0.8—0,92 мм, одинакового



5

5. *Notocotylus dafilae* Harwood, 1939 (по Гарвуду, 1939)
а — общий вид; *б* — расположение вентральных желез

размера с *N. attenuatus*. На передней части вентральной поверхности тела имеются чешуевидные шипики около 0,003 мм длины. В медианном ряду имеется 14—15 желез, а в латеральных рядах 14—16 желез. Расположение желез одинаковое с *N. ephemera*, т. е. три самых передних железы медианного ряда лежат впереди уровня самой передней пары желез латеральных рядов.

У одного экземпляра Гарвуд наблюдал неправильное расположение латеральных желез: две железы медианного ряда лежали впереди самой передней железы одного латерального ряда; расположение желез на другом латеральном ряду было нормальным.

Диаметр ротовой присоски 0,12—0,13 мм. Длина пищевода около 0,17 мм. Кишечные стволы типичны для рода. Размер почти цельнокрайного яичника — приблизительно 0,19 × 0,16 мм. Длина яиц 0,019—0,021 мм при ширине 0,010—0,012 мм. Между самыми передними желточными фолликулами и задним концом половой бурсы расположены 6—8 петель матки. Желточники тянутся от уровня переднего края семенников до середины длины тела. Метратерм 0,44—0,65 мм длины, т. е. около половины длины половой бурсы. Половое отверстие находится на расстоянии 0,37 мм от переднего конца тела, позади кишечной бифуркации. Циррус вооружен; длина половой бурсы 1,17—1,29 мм. Длина семенников 0,45 мм при ширине 0,17 мм, медианные края семенников гладкие, а латеральные — слаболопастные.

По расположению желез этот вид полностью совпадает с *Notocotylus linearis* (Rudolphi, 1819) Szidat, 1936.

Так как описание Сцидата ограничивается характеристикой желез и внешнего вида, то, как указывает Гарвуд, сравнивать *N. dafilae* и *N. linearis* затруднительно. При этом Гарвуд говорит, что *N. dafilae* почти в три раза длиннее *N. linearis* и имеет яичник с гладкими или почти гладкими краями, в то время как, согласно данным Сцидата, у *N. linearis* яичник глубоколопастной. Кроме того, у *N. dafilae* метратерм достигает половины длины половой бурсы, в то время как у *N. linearis* он равен $^1/_3$ длины половой бурсы.

Литература: Harwood, 1939, стр. 428—429.

Notocotylus gibbus (Mehlis, 1846)

Синонимы: *Monostomum gibbum* Mehlis, 1846; *Hindolana gibbus* (Mehlis, 1846) Strand, 1942; *Hindia gibbus* (Mehlis, 1846) Lal, 1935

(Рис. 6)

Хозяева: лысуха (*Fulica atra* L.), камышница (*Gallinula chloropus* Lath.).

Локализация: кишечник.

Места обнаружения: Германия, СССР.

Описание вида. Длина тела 1,44—1,65 мм при ширине 0,72—0,98 мм. Ротовая присоска 0,140—0,175 мм. Пищевод 0,05 мм длины. В медианном и боковых рядах по 6—8 слабо развитых кожных железистых пакетов.

Половое отверстие находится на уровне кишечной бифуркации. Семенники слегка лопастные, 0,16—0,24 мм длины, а яичник цельнокрайный и почти круглой формы, 0,15 мм в диаметре. Половая бурса доходит до уровня передней трети длины тела и достигает 0,43—0,51×0,14 мм.

Длина метратерма соответствует $^2/_3$ длины половой бурсы. Желточники, начинаясь на уровне переднего края семенников, доходят своим передним концом до уровня середины длины тела. Матка образует небольшое число петель кпереди от желточников. Яйца 0,0209 × 0,0095 мм, не считая филаментов.

Литература: Kossack, 1911, стр. 557—558; Lal, 1935; Strand, 1942: Гинецинская, 1952, стр. 59.

Notocotylus imbricatus (Looss, 1894) U. Szidat, 1935

(Рис. 7)

Хозяева: домашняя курица и утка.
Локализация: слепые кишки.
Место обнаружения: Германия.

Историческая справка. Лоосс (1894) обнаружил в моллюске *Bithynia tentaculata* церкариев моностомного типа, которые были им названы *Cercaria imbricata*. У. Сцидат в 1935 г. скормила цисты *Cercaria imbricata* молодым цыплятам и утятам, в результате чего в слепых кишках последних выросли трематоды, относящиеся к роду *Notocotylus*, которые были отнесены к новому виду *Notocotylus imbricatus*.

Описание вида (по У. Сцидат, 1935). Этот вид очень похож на *Notocotylus attenuatus*. В среднем ряду у *N. imbricatus* всегда имеется 14 групп желез, а в латеральных рядах по 14—16, т. е. приблизительно столько же, сколько и у *N. attenuatus*. Разница состоит лишь в том, что у *N. imbricatus* латеральные ряды желез обычно заходят спереди дальше среднего ряда, и лишь в редких случаях средний ряд выступает вперед немного дальше латеральных, тогда как у *N. attenuatus* и *N. thienemanni* средний ряд желез значительно длиннее латеральных, выступая вперед на расстояние, равное двум-трем интервалам между железами в рядах.

Расположение желез, аналогичное *N. imbricatus*, наблюдается и у *N. seineti* Fuhrmann, у которого средний ряд желез только на полинтервала выступает вперед за латеральные ряды. Однако у *N. seineti* в каждом ряду содержится только по 12 групп желез.

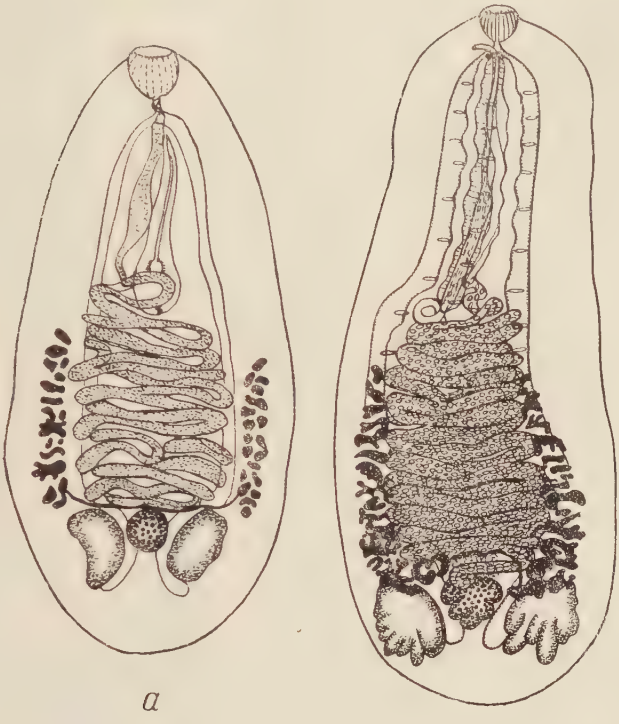
Cercaria imbricata Looss имеет большое сходство с *Cercaria ephemera* Nitzsch, являющейся личинкой *Notocotylus thienemanni* L. et U. Szidat, и с *Cercaria vaga* L. et U. Szidat, оказавшийся личинкой *Notocotylus attenuatus* Rudolphi.

Однако *Cercaria imbricata* гораздо мельче двух других упомянутых церкариев и отличается своей зеленовато-коричневой окраской, в то время как *C. ephemera* и *C. vaga* имеют черновато-коричневый цвет.

По выхождении из тела моллюска *Bithynia tentaculata*, *Cercaria imbricata* при наличии света энергично плавает в воде и вскоре прикрепляется своими двумя присосками, находящимися близ корня хвоста, к стенкам аквариума, к раковине моллюска или к нижней стороне водорослей и там инцистируется.

Развитие церкариев этого вида из редий в промежуточном хозяине, а также процесс образования цист протекают так же, как у *N. attenuatus* и *N. thienemanni*.

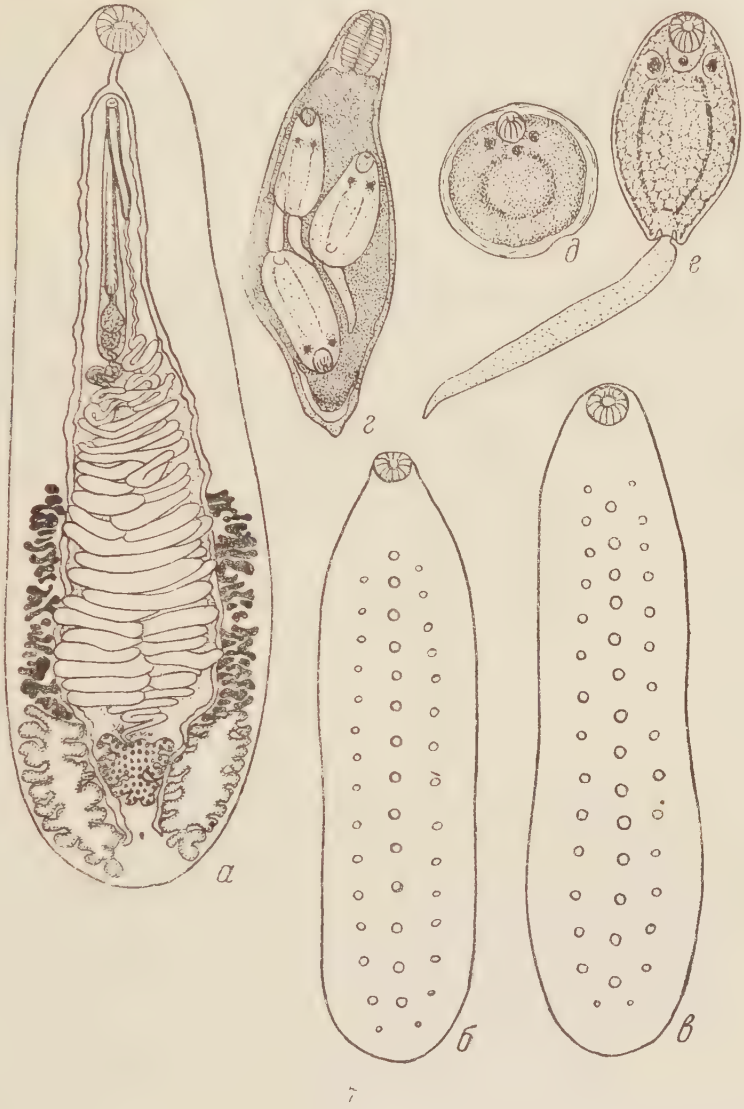
Cercaria imbricata характеризуется рядом признаков, резко отличающих ее от *Cercaria ephemera* и *Cercaria vaga*, что явствует из таблицы, составленной У. Сцидат.



6

6. *Notocotylus gibbus* (Mehlis, 1846)

Общий вид: *а* — по Коссаку, 1911; *б* — по Стенкэрду и Дунну, 1931



7. *Notocotylus imbricatus* (Looss, 1894) U. Szidat, 1935
(по У. Сидат, 1935)

а — марита; *б* и *в* — железы на вентральной поверхности тела мариты; *г* — зрелая редия с церкариями; *д* — церкарий; *е* — адолескарий

	C. ephemera	*C. vaga*	*C. imbricata*
	(в миллиметрах)		
Длина тела	0,475—0,49	0,53 —0,55	0,28
Ширина »	0,145—0,155	0,149—0,155	0,12
Длина хвоста	0,65 —0,72	0,57 —0,6	0,32
Диаметр цист	0,195—0,21	0,229—0,24	0,18—0,19
Промежуточный хозяин	*Planorbis corneus*	*Limnaea palustris*	*Bithynia tentaculata*

Из вышеприведенного материала, заимствованного из работы У. Спидат (1935), явствует, что трематоды *Notocotylus imbricata* вряд ли являются самостоятельным видом. Однако этот вопрос на данном этапе не может быть решен окончательно, а требует дальнейших углубленных морфологических и экспериментально-биологических исследований.

Приходится согласиться с У. Спидат, что нотокотилиды представляют собою молодую в филогенетическом отношении группу трематод, отличающуюся весьма большим числом очень близких между собою видов, в результате чего точное их определение связано с большими трудностями.

Литература: Looss, 1894; U. Szidat, 1935, стр. 265—270.

Notocotylus indicus Lal, 1935

(Рис. 8)

Хозяин: свиязь (*Anas = Mareca penelope*).

Локализация: слепые кишки.

Место обнаружения: Индия.

Описание вида (по Лалю, 1935). Тело слегка сероватого цвета, сплюснутое, с тупым передним концом и широким задним. Вентральная поверхность слегка вогнута. Длина паразита 2,18 мм при ширине 0,63 мм. Вентральные выпячивающиеся железы расположены тремя рядами, по 17 желез в латеральных рядах и 16 в среднем. Субтерминальная ротовая присоска достигает 0,12—0,13 мм; фаринкса нет. Длина пищевода 0,075 мм. Задний конец пищевода раздваивается на два кишечных ствола, тянущиеся почти до заднего конца тела, причем правый оканчивается на расстоянии 0,2 мм от него, а левый на 0,19 мм. Кишечные стволы гладкие, без латеральных дивертикулов.

Экскреторный пузырь имеет форму трубчатого мешка с латеральными ветвями; экскреторное отверстие находится на заднем конце тела, позади яичника.

Два семенника лежат более или менее симметрично, с наружной стороны терминальной части кишечных стволов; их наружные края резко лопастные, а внутренние более гладкие. Правый семенник с более выраженными лопастями достигает 0,36 мм длины; левый семенник крупнее, шире и компактнее правого и достигает 0,38 мм длины. Vasa efferentia берут начало у внутренних краев семенников и тянутся вперед к наружному семенному пузырьку. Последний входит в основание половой бурсы и образует внутренний семенной пузырек, который сильно скручен и переходит в длинный, тонкий циррус длиною 0,58 мм. Циррус более или менее трубчатой формы, со слегка расширенным основанием. Простатические

клетки довольно мощно развиты и различимы в области шейки половой бурсы.

Яичник состоит из 10 резко выраженных лопастей, достигает 0,18 × × 0,16 мм и расположен между кишечными стволами. Непосредственно впереди яичника, соприкасаясь с ним, лежит оотип с тельцем Мелиса в виде массы одноклеточных железистых клеток. Матка отходит от заднего края оотипа, с левой стороны; описав несколько поперечных петель, она тянется в виде прямого метратерма, более или менее параллельно половой бурсе, и заканчивается половым отверстием, расположенным непосредственно позади развилка кишечника. Яйца многочисленные, мелкие, с тонкой оболочкой и филаментами на обоих полюсах; размер их достигает 0,018 × 0,011 мм без филаментов.

Фолликулярные желточники достигают в длину 0,39 мм, оканчиваясь на расстоянии около 0,4 мм от заднего конца тела. Они расположены преимущественно экстрацекально, но сзади переходят за кишечные стволы и сближаются на срединной линии тела.

Этот вид отличается от всех остальных видов этого рода числом и расположением вентральных желез, положением петель матки, а также тем, что желточники у него заходят дальше вперед.

Литература: Lal, 1935, стр. 419—422.

Notocotylus intestinalis Tubangui, 1932

(Рис. 9)

Хозяин: домашняя утка (*Anas boschas domestica*).

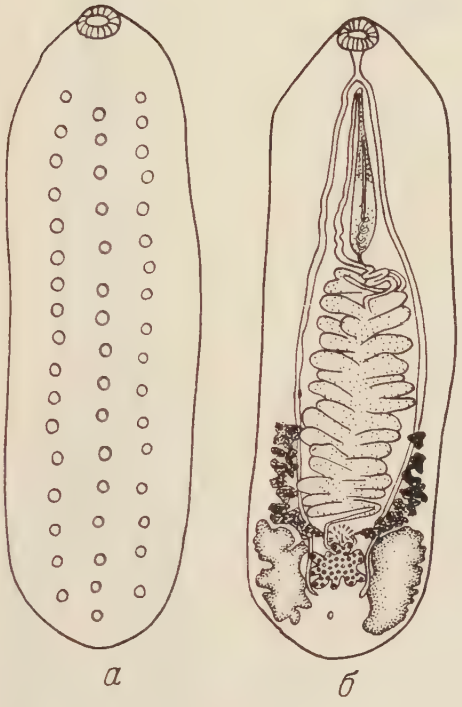
Локализация: кишечник.

Место обнаружения: Азия (Филиппинские острова).

Описание вида (по Тубангуи, 1932). Тело удлиненное, достигает 2,30—3,25 мм длины при максимальной ширине 0,54—0,75 мм у заднего конца; латеральные и задний края слегка загнуты вентрально. Кутикула дорзальной и вентральной поверхностей вооружена очень мелкими шипами, которые у заднего конца располагаются более редко. Вентральные железы, в количестве 47—49, почти одинакового размера, способны выпячиваться, расположены тремя продольными рядами, из которых средний заходит дальше вперед и состоит из 15 желез, а латеральные — из 16—17 желез каждый. Ротовая присоска шаровидная, диаметром 0,12 мм; фаринкс отсутствует; пищевод достигает 0,08—0,10 мм длины; кишечные стволы узкие, слегка извилистые, с несколькими короткими внутренними дивертикулами, доходят почти до заднего конца тела.

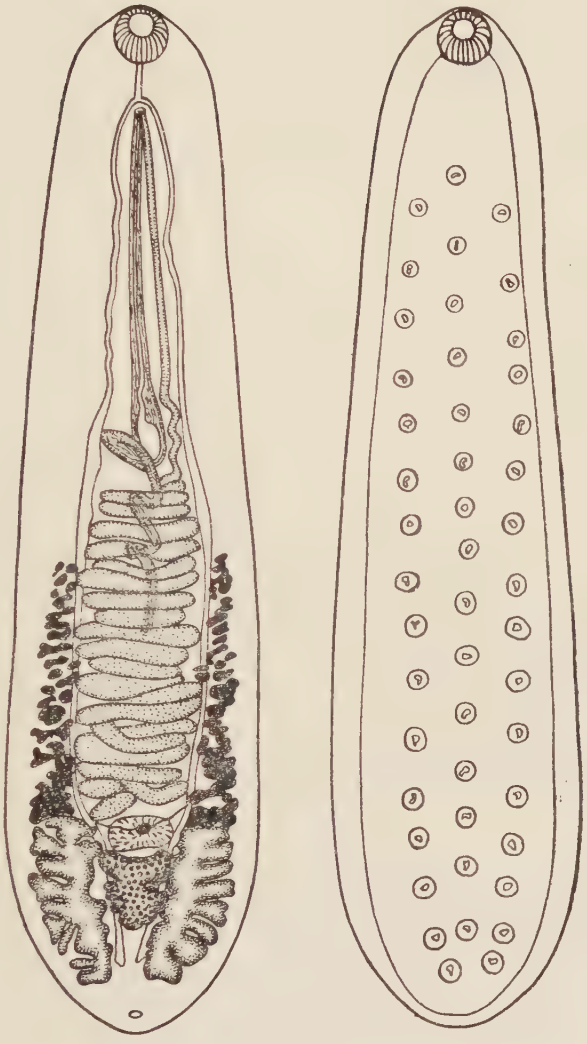
Семенники в задней части тела лежат симметрично, экстрацекально; они удлиненные, глубокодольчатые, достигают 0,40—0,64 × 0,16—0,22 мм. Половая бурса удлиненная, достигает 0,62—0,88 × 0,07—0,08 мм; она заключает в себе терминальную часть семенного пузырька, простатическую часть и циррус; основная длина семенного пузырька располагается медианно, за пределами и позади половой бурсы. Половое отверстие лежит медианно, сейчас же позади бифуркации пищевода.

Дольчатый яичник располагается медианно, между семенниками, достигает 0,17—0,24 × 0,16—0,18 мм. Тельце Мелиса лежит непосредственно впереди яичника и имеет меньший размер, чем последний. Яйцевод начинается у переднего края яичника; матка с 18—19 поперечными петлями расположена между половой бурсой, кишечными стволами и тельцем



8

8. *Notocotylus indicus* Lal, 1935 (по Лалю, 1935)
а — расположение вентральных желез; *б* — общий вид



9

9. *Notocotylus intestinalis* Tubangui, 1932 (по Тубангуи, 1932)
а — общий вид; *б*— расположение вентральных желез

Мелиса, причем латерально эти петли не переходят за наружные стенки кишечника. Метратерм равен приблизительно $^3/_4$ длины половой бурсы. Семяприемник отсутствует; имеется лауреров канал. Желточники фолликулярные, лежат экстрацекально; начинаются позади середины тела и тянутся до семенников. Желточный резервуар и поперечные желточные протоки лежат дорзально от тельца Мелиса. Яйца маленькие, овальные, с крышечками, бесцветные или бледножелтого цвета, с длинными филаментами на обоих полюсах; они достигают 0,0187—0,0205 × 0,0137—0,0145 мм, не считая филаментов.

Экскреторная система состоит из короткого пузыря, разделяющегося позади яичника на две главные латеральные ветви. Экскреторное отверстие расположено медианно, на дорзальной поверхности, близ заднего конца тела.

Литература: Tubangui, 1932.

Notocotylus linearis (Rud., 1819) U. Szidat, 1936

Синоним: *Monostomum lineare* Rudolphi, 1819

(Рис. 10)

Хозяин: чибис (*Vanellus vanellus* L.)

Локализация: слепые кишки.

Место обнаружения: Германия.

Историческая справка. В 1819 г. Рудольфи описал под именем *Monostomum lineare* трематоду из слепых кишок чибиса (*Vanellus vanellus*). Этот оригинальный экземпляр был в 1911 году исследован Коссаком, который признал его идентичным *Notocotylus attenuatus*.

В 1936 году У. Сцидат изучала представителя рода *Notocotylus* от чибиса и пришла к выводу, что ее экземпляры идентичны виду *Monostomum lineare*, описанному Рудольфи, и что этот вид должен считаться самостоятельным представителем рода *Notocotylus*, а не синонимом *Notocotylus attenuatus*, как это полагал Коссак. У. Сцидат приводит, к сожалению, чрезвычайно несовершенное описание найденных ею *Notocotylus linearis*, которые мы заимствуем из ее работы 1936 г.

Описание вида (по У. Сцидат, 1936). Вид *Notocotylus linearis* существенно не отличается от *Notocotylus attenuatus* ни по размеру, ни по внутренней организации. Обращает на себя внимание форма семенников, которые разделены глубокими выемками на три явственных лопасти; последние, в свою очередь, разделены менее глубокими выемками. Яичник, как правило, шестилопастной. Длина метратерма, как и у *N. attenuatus*, достигает $^1/_3$ длины половой бурсы. Половые отверстия расположены непосредственно позади развилка кишечника. Латеральные ряды желез состоят из 15—16 пакетов, а средний ряд — из 15; цифры эти не выходят за пределы возможных вариаций у вида *N. attenuatus*. Однако изучение цикла развития помогло установить, что европейский вид *N. attenuatus* является совершенно самостоятельным, хотя число желез у *N. linearis* остается в пределах возможных вариаций, характеризующих вид *N. attenuatus*.

Сопоставляя число и расположение железистых образований *N. linearis* с другими видами этого рода, У. Сцидат указывает на большое сходство вида *N. linearis* с *Notocotylus tachyeretis*, у которого латеральные ряды состоят из 12—16, а средний ряд из 15—16 пакетов желез, причем средний

ряд на целых $3^1/_2$ интервала длиннее спереди, чем латеральные ряды. По числу пакетов желез *N. linearis* приближается также к *N. magniovatus* Yamaguti, 1934, у которого в латеральных рядах насчитывается 15, а в среднем ряду 14 железистых клеток, но у японского вида передний конец латеральных рядов на $^1/_2$ интервала длиннее среднего ряда.

Хотя У. Сцидат не имела возможности изучить типичные экземпляры *N. linearis* из коллекций Рудольфи, тем не менее она считает, что имевшийся в ее распоряжении материал от чибиса является видом, описанным Рудольфи как *Monostomum lineare*, поэтому она и называет своего паразита *Notocotylus linearis* (Rud., 1819).

Литература: U. Szidat, 1936, стр. 231—235.

Notocotylus lucknowensis (Lal, 1935)

Синонимы: *Hindia lucknowensis* Lal, 1935; *Hindolana lucknowensis* (Lal, 1935) Strand, 1942

(Рис. 11)

Хозяин: свиязь (*Anas* = *Mareca penelope*).

Локализация: слепые кишки.

Место обнаружения: Индия.

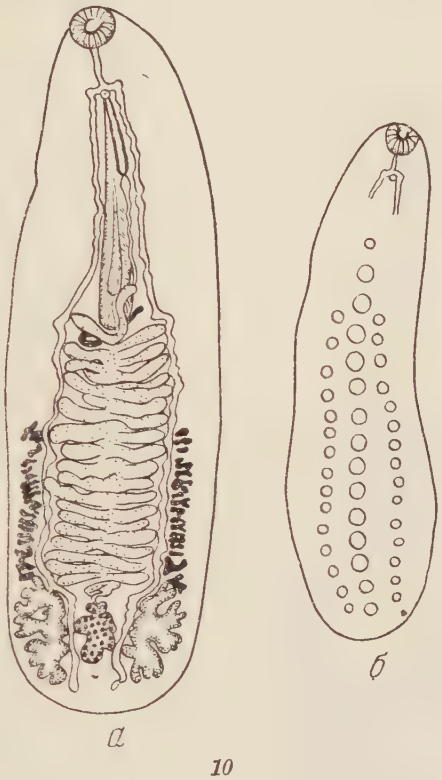
Описание вида (по Лалю, 1935). Тонкие белые паразиты с узким передним и широким задним концами. Размер тела 2,63 × 0,74 мм. Имеются три ряда выпячивающихся вентральных желез, причем латеральные ряды состоят из 16 желез каждый, а средний ряд — из 15.

Ротовая присоска субтерминальная, диаметром 0,15 мм. Пищевод длиною 0,13 мм разделяется сзади на два кишечных ствола, которые идут к заднему концу тела и оканчиваются: правый на расстоянии 0,2 мм и левый — 0,15 мм от него. Кишечные стволы гладкие, без каких-либо латеральных дивертикулов.

Экскреторная система не очень ясно видна, так как ее закрывают многочисленные яйца. Экскреторный пузырь имеет вид трубчатого мешка с латеральными ветвями; экскреторное отверстие лежит на заднем конце тела.

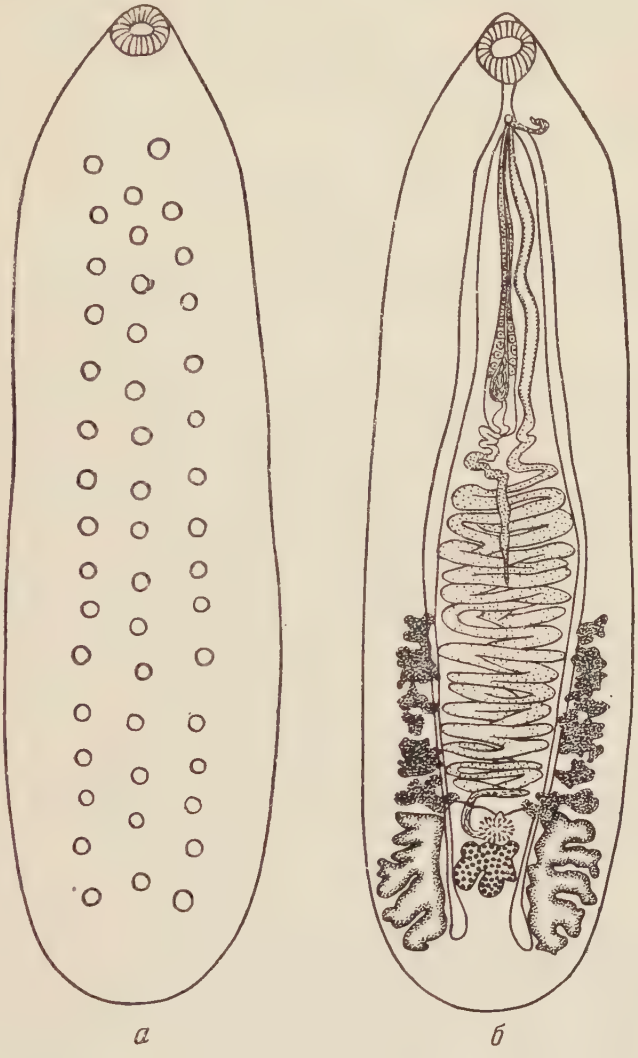
Два семенника расположены симметрично, кнаружи от кишечных стволов, в заднем конце тела. Они имеют почти гладкие внутренние края и резко лопастные наружные. Левый семенник несколько крупнее правого и достигает 0,375 × 0,2 мм, тогда как размер правого 0,35 × 0,175 мм. Vasa efferentia соединяются в наружном семенном пузырьке, который, войдя в половую бурсу, образует внутренний семенной пузырек. Длинная, трубчатая половая бурса достигает 0,825 мм длины. Половое отверстие расположено вентрально от развилка кишечника на расстоянии 0,25 мм от переднего конца тела. Сильно скрученный внутри бурсы семенной пузырек переходит в длинный, выпячивающийся мышечный циррус, вся наружная поверхность которого покрыта несколькими рядами мелких шипов. Длина цирруса около 0,3 мм. Имеется простатическая часть и простатические клетки.

Яичник состоит из пяти лопастей; он расположен на уровне семенников между кишечными стволами; размер его достигает 0,175 × 0,15 мм. Впереди яичника, соприкасаясь с ним, лежит оотип с тельцем Мелиса и желточный резервуар. Семяприемника нет. Матка отходит от заднего края оотипа и образует несколько петель впереди него. Метратерм



10

10. *Notocotylus linearis* (Rudolphi, 1819) U. Szidat, 1936 (по У. Сцидат, 1936)
а — общий вид; *б* — расположение вентральных желез



11

11. *Notocotylus lucknowensis* (Lal, 1935) (по Лалю, 1935)
а — расположение вентральных желез; *б* — общий вид

достигает около $^1/_3$ длины половой бурсы. Яйца многочисленные, с тонкой оболочкой и филаментами на обоих полюсах. Размер яиц достигает 0,02 × × 0,01 мм, не считая филаментов.

Желточники мелкие, фолликулярные, расположены кнаружи от кишечных стволов на небольшом участке, на расстоянии 0,475 мм от заднего конца тела. В длину они занимают 0,525 мм.

Литература: Lal, 1935, стр. 461—464; Strand, 1942.

Notocotylus magniovatus Yamaguti, 1934

(Рис. 12)

Хозяева: казарка белолобая (*Anser albifrons albifrons*), мандаринка (*Aix galericulata*), гуменник (*Anser fabalis serrirostris*).

Локализация: слепые кишки.

Место обнаружения: Япония.

Описание вида (по Ямагути, 1934). Тело плоское, с несколько заостренным передним и округлым задним концами, густо усеянное шипиками, более мелкими, чем у *N. parviovatus*. Длина тела типичного экземпляра 3,8 мм, при ширине 1,02 мм впереди яичника. Вентральная поверхность тела несет три ряда способных выпячиваться железистых пакетов, по 16 в двух субмедианных рядах и 14 в медианном. Ротовая присоска терминальная, достигает 0,16 × 0,18 мм, за ней следует узкий пищевод длиною 0,15 мм. Кишечные стволы в задней части извитые, оканчиваются на расстоянии 0,325 мм от заднего конца тела.

Удлиненные, лопастные семенники, достигающие 0,6 × 0,36 мм, лежат симметрично близ заднего конца тела. Имеется трубчатый скрученный наружный семенной пузырек, лежащий дорзально от матки. Удлиненная, колбовидная половая бурса, достигающая 0,9 мм длины, оканчивается на уровне конца передней трети длины тела. Внутренний семенной пузырек трубчатый. Удлиненная простатическая часть окружена многочисленными простатическими клетками. Циррус узкий, с несколько шероховатой внутренней поверхностью, но у паратипа, в выпяченном состоянии, его поверхность гладкая. Половое отверстие находится непосредственно позади бифуркации кишечника.

Яичник округлый, с неправильными вдавлениями, достигает 0,28 мм в диаметре; он лежит медианно между семенниками. Яйцевод берет начало на передней поверхности яичника, немного справа от медианной линии и принимает в себя проток от желточного резервуара в центре тельца Мелиса. Лаурерова канала нет. Матка, по выходе из тельца Мелиса, описывает несколько петель на его вентральной поверхности. Проксимальный конец матки выполняет функцию маточного семяприемника. Тесно сближенные поперечные петли матки растянуты яйцами, размер которых достигает 0,024—0,027 × 0,01—0,012 мм. Филаменты на концах яиц достигают в длину максимально 0,5 мм. Длина метратерма достигает 0,45 мм, т. е. равна половине длины половой бурсы. Желточники начинаются непосредственно впереди середины тела.

У двух экземпляров от *Anser albifrons albifrons* и трех экземпляров от *Aix galericulata* имелось по 15 субмедианных и 14 медианных желез. Очертания яичника и семенников подвержены индивидуальным вариациям.

Этот вид очень близок к *N. attenuatus* (Rud.), явственно отличаясь от него размером яиц.

Цикл развития *Notocotylus magniovatus*

Ямагути (1938) получил у уток инвазию этой трематодой, скармливая им метацеркариев, добытых от моллюска *Semisulcospira libertina*. Церкарии этой трематоды развивались в редиях, снабженных двумя латеральными отростками. В свежем состоянии длина тела церкариев 0,2—0,44 мм при ширине 0,1—0,23 мм; длина хвоста 0,3—0,5 мм при ширине 0,03 — 0,075 мм. Ротовая присоска достигает в длину 0,027—0,036 мм при ширине 0,024—0,042 мм. Таким образом, этот церкарий несколько крупнее церкария *N. attenuatus*. Хвостовой экскреторный канал, так же как у церкария *N. attenuatus*, разделяется на две ветви в задней части передней половины хвоста. Редии различаются уже невооруженным глазом от редий *N. attenuatus*, так как все их тело светлокоричневатого цвета. Тело почти цилиндрической формы, длиною до 1,85 мм при ширине 0,45 мм. Редия снабжена на небольшом расстоянии от заднего кончика двумя тупыми коническими возвышениями. Фаринкс в свежем состоянии достигает 0,042—0,057 мм длины при ширине 0,036—0,038 мм. Кишечник доходит до уровня упоминавшихся уже латеральных отростков. Представляет интерес обнаружение редии длиною 1,5 мм, которая содержала несколько молодых церкариев и одну дочернюю редию длиною около 0,34 мм, с шестью зародышевыми шарами. Адолескарий такого же строения, как у *N. attenuatus*, но несколько крупнее последнего. Внутренняя сильно светопреломляющая капсула достигает 0,105—0,135 мм в диаметре.

Одной утке Ямагути скормил адолескарпев *Notocotylus magniovatus*, причем спустя 34 дня из ее слепой кишки были извлечены 36 взрослых паразитов длиною до 3,6 мм, из которых только один оказался достигшим половой зрелости. У этого паразита в медианном ряду насчитывалось 14 железистых пакетов, 14—15 в правом ряду и 14—16 в левом. Яйца достигали 0,024—0,027 × 0,011—0,012 мм, филаменты на полюсах были длиною до 0,5 мм.

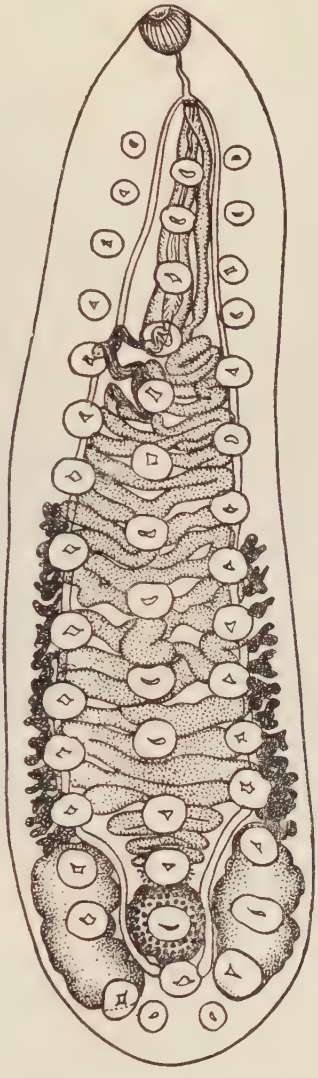
Литература: Yamaguti, 1934, стр. 559—561; Yamaguti, 1938, стр. 281— 292.

Notocotylus micropalmae Harwood, 1939

(Рис. 13)

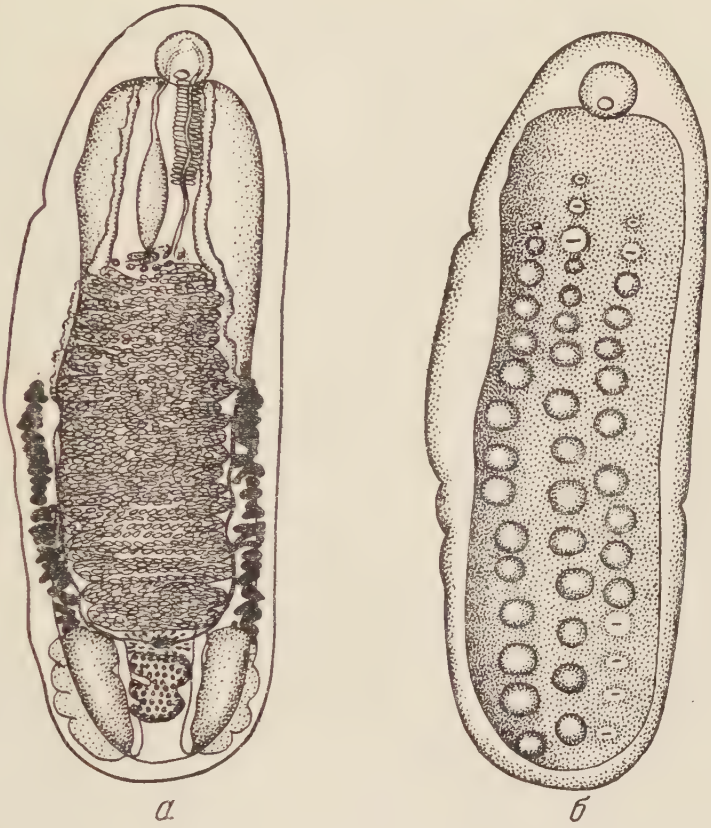
Хозяин: *Micropalma himantopus* (птица).
Локализация: кишечник.
Место обнаружения: Северная Америка (Иллинойс).

Описание вида (по Гарвуду, 1939). Тело достигает 2,3 мм длины и 0,75 мм ширины. Исключительно тонкие шипики ограничены только передней частью вентральной поверхности тела. Вентральные железы расположены тремя рядами, по 16 желез в каждой; две железы медианного ряда расположены впереди уровня самых передних желез латеральных рядов. Диаметр ротовой присоски — 0,15 мм; пищевод очень короткий; кишечные стволы типичны для рода. Яичник имеет форму песочных часов и достигает 0,22 × 0,17 мм. Яйца — 0,017—0,020 мм длины и 0,010 мм ширины. Тельце Мелиса лежит непосредственно впереди яичника. Матка образует 23 петли, из которых девять лежат впереди уровня передних границ желточников. Относительно мышечный метратерм достигает 0,4 мм длины, т. е. равен $^2/_3$ длины половой бурсы. Половое отверстие находится на уровне кишечного развилка. Длина половой бурсы достигает 0,62 мм. Семенники слаболопастные, достигают 0,42 × 0,2 мм.



12

12. *Notocotylus magniovatus* Yamaguti, 1934 (по Ямагути, 1934)



13

13. *Notocotylus micropalmae* Harwood, 1939 (по Гарвуду, 1939)
а — общий вид; *б* — расположение вентральных желез

Вышеприведенное описание вида основано на изучении единственного экземпляра. По количеству вентральных желез, говорит Гарвуд, этот вид сходен с *N. attenuatus*, от которого его можно отличить бо́льшим количеством петель матки, которые лежат впереди уровня передних границ желточников, и относительно малой шириной петель.

Литература: Harwood. 1939, стр. 429.

Notocotylus naviformis Tubangui, 1932

(Рис. 14)

Хозяин: домашняя утка (*Anas boschas domestica*).
Локализация: кишечник.
Место обнаружения: Азия (Филиппинские острова).

Описание вида (по Тубангуи, 1932). Тело удлиненное, достигает 1,6—1,8 мм длины при максимальной ширине 0,43—0,56 мм в области семенников или впереди них. Латеральные и задний края тела слегка загнуты вентрально. Кутикула вооружена многочисленными, очень мелкими шипами. Вентральных желез 33; они способны выпячиваться, почти одинакового размера, расположены тремя продольными рядами, из которых средний состоит из 13 желез, а латеральные ряды из 10 желез каждый. Размер ротовой присоски 0,083—0,100 × 0,087—0,120 мм; фаринкс отсутствует, длина пищевода 0,086—0,095 мм; кишечные стволы простые, узкие, доходящие почти до заднего конца тела.

Семенники в задней части тела симметричные, экстрацекальные, глубокодольчатые, размером 0.30—0,34 × 0,12—0,13 мм. Половая бурса, размером 0,36—0,40 × 0,035—0,040 мм, содержит терминальную часть длинного семенного пузырька, простатическую часть и циррус; максимальная длина семенного пузырька находится медианно, снаружи и позади половой бурсы. Половое отверстие лежит медианно, на середине расстояния между ротовой присоской и бифуркацией кишечника. Яичник располагается медианно между семенниками, 3—6-лопастной, достигает 0,12—0,14 × 0,10—0,12 мм. Тельце Мелиса меньше яичника, расположено непосредственно перед ним. Яйцевод начинается у переднего края яичника. Матка с 15 или 16 поперечными петлями, лежит между половой бурсой, кишечными стволами и тельцем Мелиса. Метратерм достигает приблизительно $^4/_5$ длины половой бурсы. Семяприемник отсутствует. Имеется лауреров канал. Желточники фолликулярные, экстрацекальные, начинаются позади середины тела и тянутся до семенников. Желточный резервуар и поперечные желточные протоки расположены дорзально от тельца Мелиса. Яйца бесцветные или бледножелтые, с крышечками и длинными филаментами на обоих полюсах, достигают 0,0178—0,0208 × 0,0125 мм, не считая филаментов. Короткий экскреторный пузырь разделяется на две главные латеральные ветви позади яичника и открывается наружу отверстием на дорзальной поверхности, возле заднего конца тела.

Экземпляры этой трематоды были найдены вместе с *N. intestinalis* у одного хозяина. Благодаря этому, а также исходя из малого размера паразитов, вначале явилось предположение, что они представляют собой хотя зрелую, но не вполне выросшую форму. Однако они отличаются от *N. intestinalis* меньшим числом вентральных желез и положением полового отверстия впереди бифуркации кишечника, но не позади его, как это наблюдается у остальных видов этого рода.

Литература: Tubangui, 1932.

Notocotylus noyeri Joyeux, 1922

Хозяин: водяная крыса (*Arvicola amphibius* L.)

Локализация: кишечник.

Места обнаружения: Франция (окрестности Парижа) (Жуайэ); Англия (окрестности Кембриджа) (Бейлис); СССР (Горьковская область —на Волге, близ г. Горького) (А. А. Скворцов).

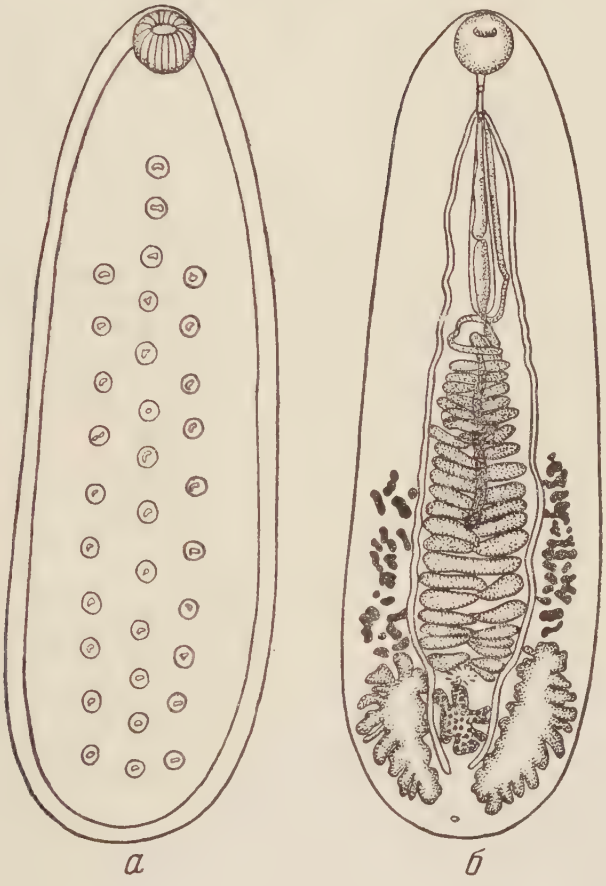
Описание вида (по Жуайэ, 1922). Тело длиною 3 мм при ширине 1 мм. Имеется три продольных ряда желез, по 15 в каждом. Ротовая присоска — 0,23 мм в диаметре. Длина пищевода 0,11—0,12 мм. Кишечные стволы прикрыты извивами матки, особенно в передней части, а своими задними концами переходят заднюю границу семенников. Экскреторное отверстие открывается с дорзальной стороны, причем пузырь имеет вид мешка, направленного кпереди. Половое отверстие на равном расстоянии от ротовой присоски и от передней медианной железы. Половая бурса 0,20—0,24 мм в диаметре и достигает своим дном почти половины длины тела. Основание цируса 0,10—0,11 мм в диаметре, длина цируса — 0,60 мм. Диаметр семенников достигает 0,30 мм. Матка образует 12—15 извивов, которые заходят несколько кпереди от желточников. Желточники локализуются снаружи от кишечника, простираясь от уровня семенников до середины длины тела, и состоят из 12—15 фолликулов. Яйца 0,018—0,020 мм длины (не считая длинных филаментов) при ширине 0,007—0,010 мм.

Из советских исследователей эту трематоду детально изучал А. А. Скворцов, вскрывший 30 водяных крыс в окрестностях г. Горького и выявивший у 11 животных этого паразита.

Описание вида (по Скворцову, 1934). Паразит имеет удлиненное тело, суженное на переднем конце и широко закругленное на заднем; края тела часто загибаются на брюшную сторону. Длина тела этой трематоды достигает 2,162—3,146 мм при максимальной ширине в задней части тела 1,013— 1,447 мм. Вооружение на кутикуле отсутствует. На брюшной поверхности в кутикуле имеются одноклеточные железы, которые собраны в группы и образуют как бы сосочки. Эти сосочки располагаются в три продольных ряда, по 15 сосочков в каждом. Ротовая присоска простая, круглая в разрезе; диаметр ее — 0,174—0,232 мм.

Пищевод короткий, 0,108—0,120 мм длины. Фаринкс отсутствует. Ветви кишечника простые, доходят до самого заднего конца тела, где заканчиваются слепо, заходя немного за семенники; почти наполовину своего протяжения они прикрыты петлями матки. Экскреторный пузырь находится в задней части тела; он представляет собой мешок, открывающийся на дорзальной стороне тела трематоды. Этот пузырь переходит в очень короткий непарный ствол, который разветвляется на две длинные ветви, идущие вперед.

Половое отверстие располагается на срединной линии тела, на расстоянии 0,064—0,136 мм от заднего края ротовой присоски, сейчас же позади кишечной бифуркации. Половая бурса достигает 1,254—1,544 мм длины, задний ее конец доходит до середины длины тела, а иногда даже заходит немного в заднюю его половину. Он делит длину тела в отношении 1 : 1 или даже 1,12—1,31 : 1; наибольший диаметр половой бурсы 0,180—0,208 мм. Половая бурса заключает в себе часть vas deferens, семенной пузырек, простатическую часть и циррус. Семенной пузырек колбовидный, 0,425—0,656 мм длины. Длина цирруса 0,600—0,760 мм; диаметр у его основания равен 0,06—0,08 мм; он покрыт кутикулярными шипиками.



14

14. *Notocotylus naviformis* Tubangui, 1932 (по Тубангуи, 1932)
а — расположение вентральных желез; *б* — общий вид

Семенники лежат на заднем конце тела, симметрично по бокам задних концов ветвей кишечника; по своей форме семенники несколько вытянуты в длину, края их сильно изрезаны; размеры правого семенника 0,482 × × 0,289—0,888 × 0,367 мм, а левого 0,405 × 0,309 мм. Яичник лежит между семенниками, по срединной линии тела, имеет почти круглую форму с сильно изрезанными краями; его размеры 0,193 × 0,232—0,386 × × 0,482 мм. Тельце Мелиса располагается сейчас же над яичником; оно овальной формы, его размеры — 0,100 × 0,220—0,180 × 0,360 мм. Лауреров канал имеется; семяприемник отсутствует. Желточники довольно хорошо развиты; они располагаются по бокам тела, начинаясь приблизительно на уровне середины его длины, несколько позади уровня заднего края половой бурсы, и оканчиваются у передних краев обоих семенников; желточники состоят из 12—15 фолликулов. Матка длинная, образует правильные поперечные петли, числом 12—15, которые располагаются между задним краем половой бурсы и передним краем яичника. Метратерм лежит обычно справа от половой бурсы, иногда лишь слева; его длина 0,849—0,966 мм и наибольший диаметр 0,056—0,080 мм; метратерм превышает половину длины половой бурсы; отношение длины половой бурсы к длине метратерма равно 1,22 : 1—1,70 : 1. Яйца мелкие и очень многочисленные, с длинными филаментами, отходящими от обоих полюсов; размеры яиц 0,016 × 0,008—0,020 × 0,012 мм, длина филаментов — 0,060 мм.

Литература: Joyeux, 1922, стр. 331—343; Скворцов, 1934, стр. 317—326.

Notocotylus parviovatus Yamaguti, 1934

Синоним: *Notocotylus orientalis* Ku, 1937

(Рис. 15 и 16)

Хозяин: лебедь (*Olor bewicki jankowskii*).

Локализация: слепые кишки.

Место обнаружения: Япония.

Описание вида (по Ямагути, 1934). Плоское тело с закругленными концами, 5,17 мм длины и 1,19 мм ширины. Кутикула покрыта мелкими шипиками, особенно в передней части тела. Продольные волокна субкутикулярных мышц хорошо развиты. На вентральной поверхности тела располагаются три продольных ряда желез, при этом в медианном ряду имеется 21 группа желез, в правом ряду 24 группы и в левом 25 групп. Ротовая присоска 0,15 мм длины и 0,18 мм ширины. Пищевод 0,11 мм длины. Узкие кишечные ветви достигают заднего конца тела. Лопастные семенники лежат один против другого по бокам от кишечных ветвей и имеют 0,75—0,78 мм длины и 0,27—0,28 мм ширины. Трубчатый наружный семенной пузырек образует поперечные петли в своей задней части. Продолговатая половая бурса 1,625 мм длины и 0,21 мм ширины. Внутренний семенной пузырек занимает бо́льшую часть половой бурсы. Половые отверстия лежат рядом с бифуркацией кишечника. Неправильно лопастной яичник располагается медианно, на расстоянии 0,56 мм от заднего конца тела и достигает 0,37 мм длины и 0,31 мм ширины. Латерально расположенные желточные фолликулы начинаются слегка кзади от уровня середины длины тела и простираются до уровня переднего края семенников. Поперечно извитые петли матки занимают пространство от заднего конца половой бурсы до яичника. Овальные яйца 0,015 мм длины и 0,003 мм ширины; каждое яйцо снабжено двумя длинными филаментами.

Литература: Yamaguti, 1934, стр. 543—583; Ku, 1937; Yamaguti, 1941.

Notocotylus porzanae Harwood, 1939

(Рис. 17)

Хозяин: *Porzana carolina* (птица).

Локализация: слепые кишки.

Место обнаружения: Северная Америка (Теннесси).

Описание вида (по Гарвуду, 1939). Тело яйцевидное, 1,5—3,0 мм длины при ширине 0,75—1,6 мм. На кутикуле шипиков нет. Имеются по 10—11 вентральных желез в латеральных рядах; в медианном ряду число их меньше, однако точное количество нельзя было определить; самая передняя железа медианного ряда лежит вентрально, на уровне заднего конца половой бурсы, немного позади уровня третьей пары желез латеральных рядов. Некоторые из желез слегка выпячиваются, в то время как остальные, видимо, лежат плоско или втянуты внутрь, образуя неглубокие впадины. Ротовая присоска 0,1—0,18 мм в диаметре; длина пищевода 0,06—0,11 мм. Яичник почти цельнокрайный; его размер 0,1—0,3 × 0,17—0,35 мм. Петли матки прилегают друг к другу плотно, причем они обычно ограничены областями желточников. Желточники расположены латерально, тянутся кпереди до заднего конца половой бурсы. У одного зрелого экземпляра три петли матки находились перед желточниками. Длина метратерма 0,3—0,7 мм; он немного короче половой бурсы. Яйца 0,02 мм длины при ширине 0,010—0,012 мм; на каждом полюсе имеется филамент, который может достигать 0,33 мм длины. Половые отверстия отстоят от переднего конца тела на расстоянии 0,18—0,25 мм и лежат непосредственно позади кишечного разветвления. Половая бурса 0,36—0,75 мм длины. Семенники резко лопастные, 0,28—0,6 мм длины при ширине 0,17—0,3 мм.

N. porzanae наиболее близко походит как на *N. pacifera*, так и на *N. gibbus*, но отличается от этих видов протяжением желточников более кпереди.

Литература: Harwood, 1939, стр. 424.

Notocotylus ralli Baylis, 1936

(Рис. 18)

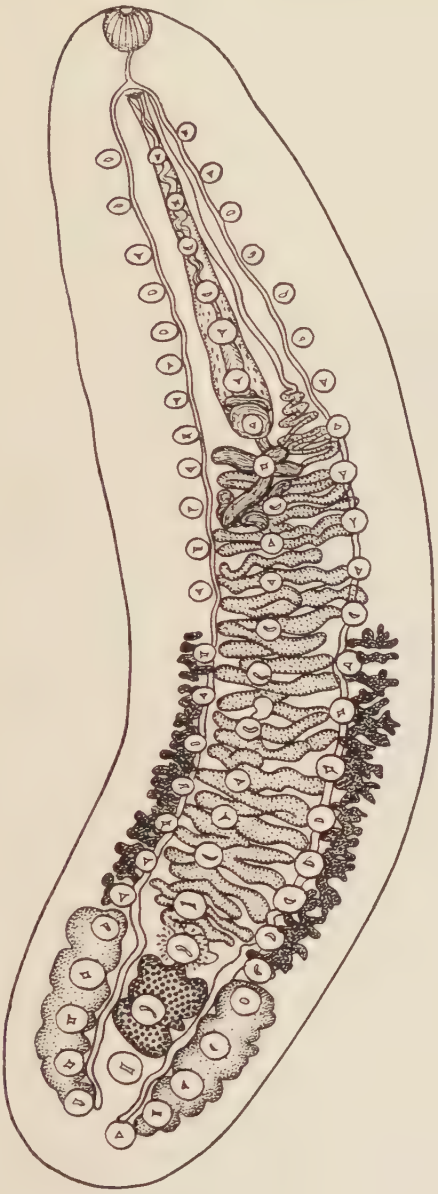
Хозяева: водяной пастушок (*Rallus aquaticus*), камышница (*Gallinula chloropus*).

Локализация: кишечник.

Места обнаружения: Англия, СССР.

Описание вида (по Бейлису, 1936). Длина тела в фиксированном виде достигает 3—6,5 мм при максимальной ширине 0,8—1,2 мм. Кутикула усеяна шипиками. В среднем ряду имеется 23—25 вентральных желез, а в латеральных рядах по 24—28. У самого маленького экземпляра обнаружено 25 желез в среднем ряду, тогда как максимальное число желез в латеральных рядах оказалось с правой стороны равным 27, а с левой — 28. Указанное число желез в латеральных рядах имело место как у экземпляра длиною лишь в 4,3 мм, так и у другого, самого крупного экземпляра, у которого средний ряд состоял из 23 желез. Во всех случаях средний ряд желез спереди длиннее обоих латеральных рядов на расстояние, равное половине промежутка между каждыми двумя железами в ряду.

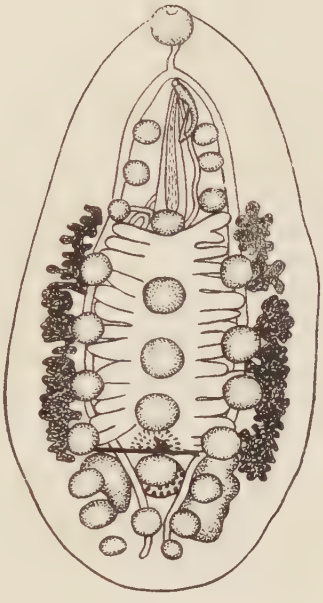
Диаметр ротовой присоски 0,2—0,3 мм. Половое отверстие находится несколько позади уровня развилка кишечника. Размер половой бурсы равен 1,35—1,86 × 0,1—0,15 мм. Метратерм достигает приблизительно



15

16

15. *Notocotylus parviovatus* Yamaguti, 1934 (по Ямагути, 1934)
16. *Notocotylus parviovatus* Yamaguti, 1934 (по Ямагути, 1941)



17

17. *Notocotylus porzanae* Harwood, 1939 (по Гарвуду, 1939)

$^{3}/_{5}$ длины половой бурсы. Желточники спереди заходят несколько дальше уровня задней трети тела, не достигая, однако, его середины. Матка описывает около 27—34 петель с каждой стороны, из которых по 11—27 петель лежат впереди желточников. Яйца 0,018—0,024 мм в длину, без филаментов.

От этого же хозяина Синицыным (1896) описан вид *N. triserialis*. По мнению Бейлиса, описание его сделано неудовлетворительно, хотя он лично его не читал. По данным Коссака (1911), Синицын описал 10 поперечных гребней с сосочками на концах. Коссак вообще сомневается в принадлежности этого вида к роду *Notocotylus* в понимании Однера. Поэтому мало вероятно, чтобы описанная здесь форма могла быть идентичной виду Синицына.

В 1928 году Бейлис привел некоторые доводы в пользу мнения, что в роде *Notocotylus* число характерных вентральных желез увеличивается в прямой пропорции к длине тела и что, вероятно, им приписывалось слишком много значения как признаку для определения вида. Наоборот, Л. и У. Спидаты (1933) считали число желез в каждом ряду постоянным или, по крайней мере, варьирующим в очень узких пределах у каждого вида. Они проводили эксперименты скармливания церкариев, различавшихся между собой только размером, но полученных от двух различных моллюсков *Limnaea palustris* и *Planorbis corneus*, и получили взрослых паразитов с различным, но почти постоянным числом желез в каждом случае. Они нашли, что даже у молодых паразитов имеется полное число желез.

Эти авторы считают взрослую форму, развившуюся из церкария от *L. palustris*, видом *N. attenuatus*, а ту, церкарии которой развиваются у *P. corneus*,— новым видом *N. thienemanni*[1]. С другой стороны, У. Спидат (1935) описала как самостоятельный вид *N. imbricatus* (Looss, 1894), который во взрослой стадии почти не отличим от *N. attenuatus*, хотя экспериментальным путем и был получен из церкария иного размера и развившегося у моллюска *Bithynia tentaculata*.

Таким образом, новая форма превосходит числом вентральных желез все остальные известные виды рода.

Литература: Baylis, 1936, стр. 474—476; Гинецинская, 1952, стр. 59.

Notocotylus regis Harwood, 1939

(Рис. 19)

Хозяин: *Rallus elegans* (птица).

Локализация: слепые кишки.

Место обнаружения: Северная Америка (Теннесси).

Описание вида (по Гарвуду, 1939). Тело яйцевидное, плоское, 1,85—2,76 мм длины и 1,1—1,25 мм ширины. Гладкая кутикула, повидимому, свободна от шипиков. Имеются три ряда вентральных желез, по 10 желез в каждом ряду, третья железа от переднего конца медианного ряда лежит приблизительно на уровне заднего конца половой бурсы; железы небольшие, слабо выраженные, слабо выпячивающиеся. Диаметр ротовой присоски около 0,15 мм, пищевод 0,7 мм длины, кишечные стволы типичны для рода. Яичник лопастной, 0,25 мм в диаметре. Тельце Мелиса немного меньше яичника и лежит непосредственно впереди него. Желточники лежат латерально в отношении к кишечным стволам и располагаются

[1] Это, вероятно, та же форма, которую Спидат (1930) называет *Catatropis verrucosa*.

от уровня семенников почти до заднего конца половой бурсы. Петли матки плотно прилегают друг к другу; три или четыре петли лежат впереди уровня передних границ желточников. Длина метратерма 0,44—0,45 мм, другими словами, его длина достигает около $^2/_3$ длины половой бурсы. Длина яиц 0,021—0,026 мм при ширине 0,010—0,012 мм. Половое отверстие отстоит на 0,27—0,28 мм от переднего конца тела и лежит на уровне кишечного разветвления. Половая бурса 0,6—0,7 мм длины. Семенники слаболопастные, 0,55 мм длины при ширине 0,28—0,33 мм.

Notocotylus regis легко отличается от большинства видов этого рода числом и расположением вентральных желез, а также формой тела. В этом отношении *N. regis* очень напоминает *N. gibbus*.

Если *Notocotylus gibbus* имеет не более восьми желез в каждом ряду, его легко отличить от *N. regis*. Однако Бейлис (1928) сообщал, что у него есть несколько экземпляров от *Gallinula chloropus*, которые, повидимому, идентичны с *N. gibbus*, хотя у них 10 желез в каждом вентральном ряду. Бейлис предполагает, что вследствие плохого состояния типичного материала Коссак (1911) мог проглядеть некоторые из желез.

Гарвуд (1939) говорит, что если, действительно, у *N. gibbus* имеется по 10 желез в каждом вентральном ряду, как на это указывает Бейлис, то вопрос о дифференцировании вида *N. regis* от *N. gibbus* становится затруднительным. При этом Гарвуд отмечает, что у *N. regis* желточники идут дальше кпереди, чем у *N. gibbus*.

Литература: Harwood, 1939, стр. 424—425.

Notocotylus skrjabini Ablassov, 1953

(Рис. 19а)

Хозяин: кряква (*Anas platyrhynchos*).

Локализация: фабрициева сумка.

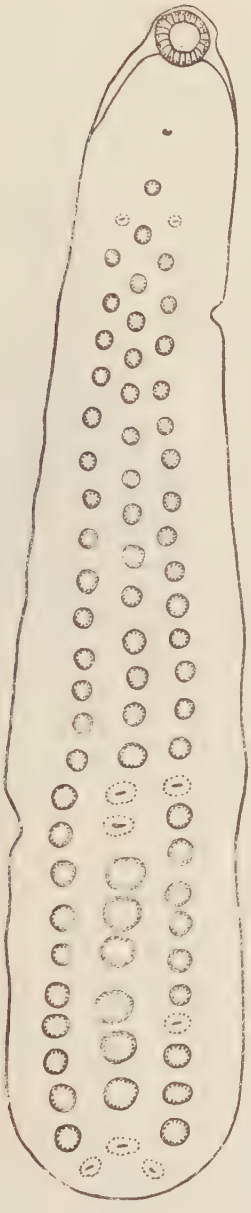
Место обнаружения: СССР (Киргизская ССР, озеро Иссык-Куль).

Описание вида (по Абласову, 1953). Тело овальной формы, 2,93 мм длины и 1,89 мм максимальной ширины. Передний конец тела слегка суживается, задний сильно закруглен. На вентральной поверхности располагаются в три продольных ряда довольно крупные кожные железы, которые имеют вид бородавок. Железы хорошо видны на неокрашенных препаратах в виде округлых образований размером 0,156—0,250 мм в диаметре.

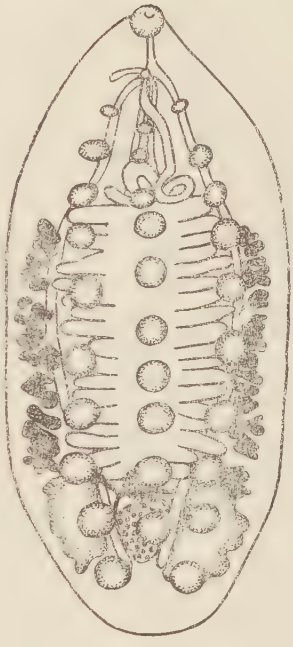
Количество желез 15, т. е. по пяти желез в каждом продольном ряду. Железы начинаются на расстоянии 0,190 мм от кишечного развилка и кончаются на расстоянии 0,216 мм от заднего конца тела. Почти округлая ротовая присоска располагается субтерминально, 0,213—0,252 мм длины и 0,201—0,240 мм ширины. Фаринкс отсутствует.

Пищевод сравнительно короткий, 0,252 мм длины, разветвляется на два кишечных ствола, идущие по латеральным краям тела трематоды между петлями матки и желточными фолликулами. В области семенников кишечные ветви сближаются и слепо заканчиваются, не доходя до задней части тела.

Два семенника лежат симметрично в задней части тела, латерально от кишечных стволов. Они сильно лопастные до гроздевидных. Размеры семенников 0,444—0,540 × 0,432—0,440 мм. От каждого семенника отходят семявыносящие каналы, которые сливаются над желточным прото-

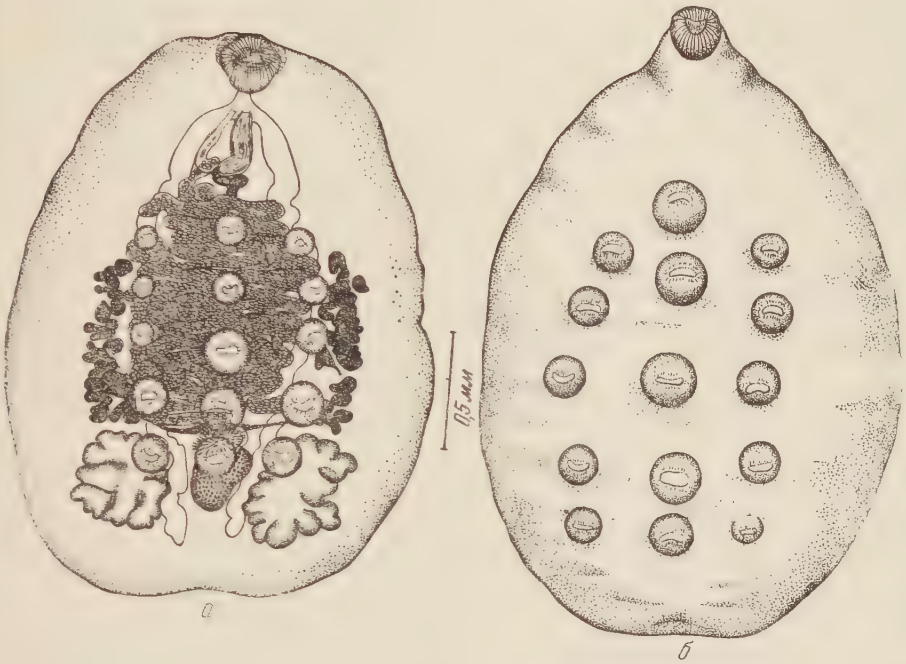


18



19

18. *Notocotylus ralli* Baylis, 1936 (по Бейлису, 1936)
19. *Notocotylus regis* Harwood, 1939 (по Гарвуду, 1939)



19а

19а. *Notocotylus skrjabini* Ablassov, 1953 (по Абласову, 1953)
а — общий вид; *б* — расположение вентральных желез

ком в общий семяпровод. Наружный семенной пузырек трубковидный, сильно извитой.

Половая бурса относительно короткая, имеет удлиненногрушевидную форму. Она простирается от уровня расположения конечных петель матки до полового отверстия, находящегося позади кишечного развилка. Длина бурсы 0,217—0,282 мм, максимальная ширина 0,090—0,102 мм.

Яичник овальной формы, 0,299—0,314 мм длины и 0,221—0,258 мм максимальной ширины. Он находится между семенниками, отделяясь от них кишечными стволами. Тельце Мелиса расположено между яичником и желточным протоком, 0,156 мм длины и 0,235 мм ширины. Желточники состоят из отдельных, более или менее крупных фолликулов, число которых достигает от 16 до 21. Они располагаются кнаружи от кишечных стволов, берут начало в области передней границы второй трети тела и кончаются на уровне верхнего края семенников.

Матка идет одним восходящим стволом в виде правильно чередующихся поперечных петель, которые лежат между кишечными стволами, начиная от переднего края семенников.

Метратерм имеет гладкую внутреннюю и складчатую наружную оболочку, достигает 0,521—0,893 мм длины. Вокруг метратерма расположена группа железистых клеток. Мужское и женское половые отверстия открываются отдельно в общий чашевидный резервуар. Отверстие резервуара расположено позади кишечного развилка.

Яйца 0,021—0,024 мм длины и 0,013 мм ширины.

Литература: Абласов, 1953.

Notocotylus seineti Fuhrmann, 1919

(Рис. 20)

Хозяин: чирок-трескунок (*Anas* = *Querquedula querquedula*).

Локализация: слепые кишки.

Место обнаружения: Швейцария (Невшатель).

Описание вида (по Фурманну, 1919). Длина тела 2 мм при ширине 0,59 мм. Железы располагаются в три ряда, по 12 пакетов в каждом; пакеты среднего ряда наиболее развиты. Вентральная поверхность покрыта шипиками до уровня первых петель матки; передняя часть тела по дорзальной поверхности также покрыта мелкими шипиками. Ротовая присоска 0,128 мм в диаметре. Половые отверстия открываются на середине расстояния между присоской и первым пакетом желез среднего ряда. Половая бурса 0,64 мм длины и 0,06 мм ширины в задней части; задняя часть ее расположена между пятым и шестым пакетами желез; она достигает почти середины длины тела. Циррус покрыт мелкими шипиками. Простатическая часть достигает 0,032 мм в диаметре. Метратерм 0,32 мм длины. Матка образует 13 петель, расположенных между кишечными стволами. Яичник 0,15 мм в диаметре, слегка дольчатый. Желточники располагаются латерально от кишечных стволов и простираются от семенников почти до уровня пятого пакета желез. Петли матки, начинаясь позади пятого пакета желез, не покрываются желточниками; последние достигают длины 0,5 мм. Тельце Мелиса лежит впереди яичника, его диаметр 0,09 мм. Яйца с филаментами. Длина яиц 0,021 мм, а с филаментами— 0,29 мм.

Биологический цикл *Notocotylus seineti* остается до настоящего времени нерасшифрованным. Гарпер (Harper, 1929) называет в качестве промежуточных хозяев этого вида *Limnaea peregra* и *Physa fontinalis*. Однако, по мнению У. Сцидат, этот взгляд представляется мало обоснованным, поскольку в опытах Сцидат была установлена большая видовая специфичность личиночных форм к промежуточному хозяину. У. Сцидат полагает, что инвазия двух разных видов моллюсков одним и тем же видом трематод говорит за то, что здесь имелись личинки двух различных видов паразитов. Ширеп высказал предположение, что в цикле развития *N. seineti* участвует *Cercaria monostomi* Linstow, 1897, которая, по данным Линстова, развивается яксбы в *Limnaea ovata* и *Limnaea peregra*. Однако это предположение требует экспериментального подтверждения.

Литература: Fuhrmann, 1919; Harper, 1929.

Notocotylus stagnicolae Herber, 1942

(Рис. 21)

Хозяева: курица (*Gallus gallus dom.*), домашняя утка (*Anas boschas dom.*), чирок (*Querquedula discors*), большой крохаль (*Mergus merganser* — экспериментально), ржанка (*Aegialitis semipalmata*).

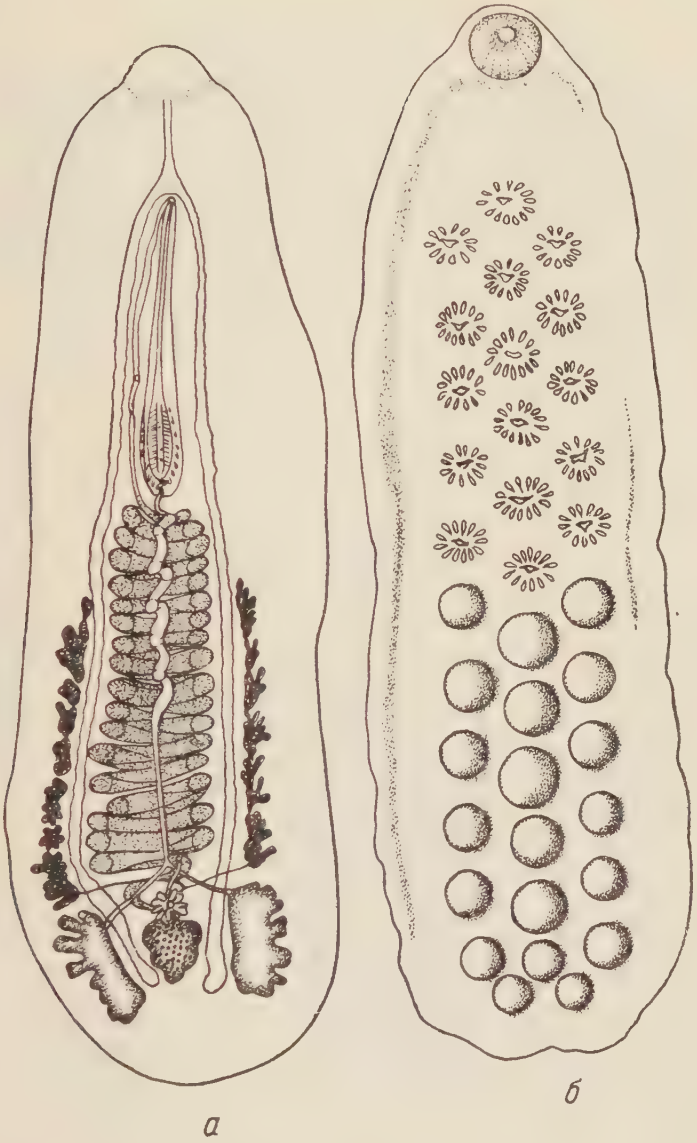
Локализация: слепые кишки.

Место обнаружения: США.

Описание вида (по Герберу, 1942). Тело удлиненное, вогнутое вентрально, мускулистое, 2,67—3,4 мм длины при ширине 0,72—0,94 мм; передняя половина вентральной поверхности тела покрыта многочисленными шипами, расположенными косыми рядами. Мышечная ротовая присоска сдвинута вентрально и достигает 0,13—0,18 мм. Кишечные стволы в виде трубок тянутся до заднего медианного края семенников, образуя вздутия и впадины. Половое отверстие лежит вентрально, немного позади бифуркации кишечника. Имеются три ряда вентральных желез, обладающих способностью выворачиваться. В латеральных рядах имеется по 14—17 желез, а в медианном 13—15. Семенники образуют 8—12 лопастей по латеральному краю; длина семенников достигает 0,34—0,56 мм, при ширине 0,17—0,3 мм. Расстояние от семенников до заднего конца тела равно 0,06—0,14 мм. Циррус с шипами, выворачивающийся. Имеются как внутренний, так и наружный семенной пузырек. Яичник меньше семенников, 0,2—0,3 × 0,21—0,3 мм, часто лопастной. Желточники латеральные, состоящие из 24—34 групп фолликулов с каждой стороны.

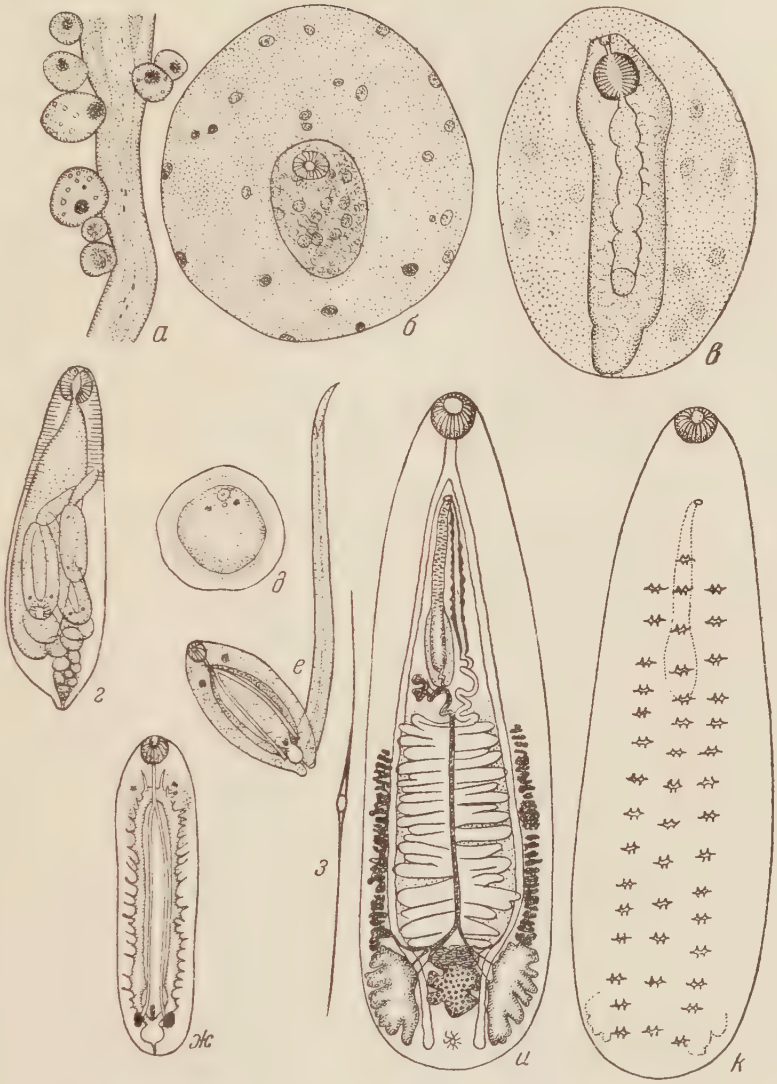
Матка идет от оотипа вперед, образуя многочисленные петли, главным образом между кишечными стволами. Между желточниками и половой бурсой на стороне метратерма бывает 3—5 петель. Семяприемника нет, но задняя часть матки содержит многочисленные сперматозоиды. От экскреторного канала отходят два разветвленных экскреторных канальца, которые соединяются спереди под ротовой присоской.

Вентральные железы изучались Гербером на 31 экземпляре *N. stagnicolae* из слепых кишок курицы. Обычно они имеют форму овальной щели с зубчатыми краями. Наиболее часто в медианном ряду было 14 желез, а в латеральных по 15, или в медианном ряду 15, а в латеральных по 16. Максимальное общее число желез было 48, из которых 14 было в среднем ряду, а в обоих латеральных по 17. Самое малое количество желез было 13 в медианном ряду и по 14 в латеральных. Обычно 1—2 железы медианного



20

20. *Notocotylus seineti* Fuhrmann, 1919 (по Фурману, 1919)
а — общий вид; *б* — расположение вентральных желез



21. *Notocotylus stagnicolae* Herber, 1942 (по Герберу, 1942)

а — материнские спороцисты на кишечнике моллюска; *б* — спороциста с молодыми редиями; *в* — спороциста со зрелой редией; *г* — редия с церкариями; *д* — адолескарий; *е* — церкарий; *ж* — молодая марита; *з* — яйцо; *и*, *к* — зрелая марита

ряда были выдвинуты вперед по сравнению с передними железами латеральных рядов.

Взрослые формы *N. stagnicolae* отличаются, по Герберу, от большинства видов этого рода следующей комбинацией признаков: 1) наличием только 3—5 петель матки, располагающихся впереди желточников; 2) в латеральных рядах бывает по 14—17 вентральных желез, а в медианном ряду 14—15; 3) желточники заходят спереди немного дальше середины тела; 4) латеральный край семенников образует 8—12 лопастей; 5) размером половых органов.

По данным Гербера, имеются четыре вида *Notocotylus*, которые настолько похожи на *N. stagnicolae*, что их очень трудно дифференцировать по одним только взрослым формам. Среди них *N. intestinalis* Tubangui, 1932 отличается от *N. stagnicolae* очень узкими семенниками и яичником; от *N. attenuatus* Rud. более длинным телом и более коротким хвостом у церкария; от *N. magniovatus* Yamaguti, 1934 наличием у редий заднего отростка, служащего для передвижения, и от *N. imbricatus* (Looss, 1894) более мелкими церкариями.

Гербер отмечает, что, учитывая несовершенство многих описаний, трудно решить, какие из видов этого рода являются законными и действительно ли *N. stagnicolae* представляет собою самостоятельный вид.

Цикл развития *Notocotylus stagnicolae*

Цикл развития *Notocotylus stagnicolae* расшифровал в 1942 году Гербер (Herber), установивший, что промежуточным хозяином данной трематоды является моллюск *Stagnicola emarginata angulata* и *Stagnicola emarginata canadensis*.

Яйца этой трематоды достигали 0,021—0,025 мм длины при ширине 0,014—0,017 мм, а длина филаментов доходила до 0,5—0,62 мм.

Эксперимент Гербера был поставлен следующим образом. Яйца *Notocotylus stagnicolae*, добытые от 84 паразитов, собранных от курицы, были помещены вместе с указанными видами моллюсков, выведенными в лаборатории в стерильных условиях. Через 7 дней после заражения в моллюсках были обнаружены первые материнские спороцисты.

Материнские спороцисты представляют собою мелкие шаровидно-мешковидные организмы, достигающие 0,035 мм в диаметре; они прикрепляются к кишечнику очень тонкой мембранозной тканью. В этой стадии не удавалось различить зародышевые шары или развивающихся зародышей внутри спороцист. Самый ранний зародыш материнской редии, состоявший из восьми клеток, был обнаружен через 9 дней после заражения в полости спороцисты, диаметр которой достигал 0,053 мм. У другой спороцисты, из того же моллюска, была обнаружена одна развивающаяся редия, у которой можно уже было различить фаринкс. Спустя две недели после заражения у многих спороцист было обнаружено по одной развивающейся материнской редии. Через 18 дней после заражения была найдена хорошо развитая спороциста диаметром 0,239 мм, содержавшая одну материнскую редию, аналогичную тем, которые находились в тканях вдоль кишечника и в пищеварительной железе того же моллюска. Спороцисты всегда содержали только по одной редии и обнаруживались в моллюсках до 33-го дня после заражения. Максимально у одного моллюска было обнаружено 23 спороцисты, распределенных по всей мантии и вдоль кишечника. У других моллюсков несколько спороцист было найдено в пищеварительной железе.

Материнские редии встречались уже через 14 дней после заражения и были находимы при большинстве исследований на протяжении последующих 8 месяцев в тканях экспериментальных моллюсков. Вначале они локализовались вдоль кишечника, но позже все оказывались в пищеварительной железе. Самая мелкая из свободных материнских редий достигала 0,17 × 0,08 мм, самая крупная — 1,33 × 0,19 мм. Количество свободных материнских редий в одном моллюске колебалось от 1 до 22, а в одном случае у моллюска оказалось 11 материнских редий и 15 материнских спороцист, с одной редией каждая.

Частицы пищи были впервые обнаружены в кишечниках материнских редий через 22 дня после заражения моллюсков. Число и размер этих частиц, а также пигментация стенки тела увеличивались по мере развития. При трехмесячных или более старых инвазиях материнские редии довольно легко отличались от многочисленных дочерних редий своими более крупными размерами и более интенсивной пигментацией. Одна крупная материнская редия содержала около 27 зародышевых шаров, а другая — 15 дочерних редий и около 12 зародышевых шаров.

Дочерние редии с фаринксом и узким кишечным просветом были впервые обнаружены в материнских редиях у экспериментальных моллюсков через 24 дня после заражения. Одна из наиболее крупных развивающихся дочерних редий внутри материнской достигала 0,37 × 0,17 мм. Одна из первых свободных дочерних редий, обнаруженная в пищеварительной железе моллюска через 27 дней после заражения, достигала 0,389 × 0,194 мм. Количество дочерних редий в экспериментальных моллюсках постепенно возрастало. При одной 45-дневной инвазии их было 38; при 51-дневной — около 50; при 75-дневной — около 90; при 100-дневной — около 100 и при 195-дневной — около 500. Гербер определяет, что каждая материнская редия продуцирует не менее 25—30 дочерних. Большое количество редий в экспериментальных моллюсках зависело от множественных инвазий.

25 зрелых фиксированных дочерних редий, происходивших от естественно зараженного моллюска *Stagnicola emarginata angulata*, достигали 0,7—1,15 × 0,17—0,27 мм. Диаметр фаринкса достигал 0,059—0,075 мм, длина короткого пищевода 0,011—0,041 мм. Кишечник зрелых экземпляров был заполнен частицами пищи разного размера и тянулся до задней трети длины тела. Число развивающихся церкариев, достигших той стадии, когда уже видны глазки, обычно достигает 3. Количество зародышевых шаров 8—16. У некоторых редий зародышевые шары концентрируются в воронковидном образовании возле заднего конца тела. Наиболее развившиеся церкарии в редиях содержат пигментный материал в переднем конце тела, а также очертания экскреторных стволов без зернышек. Зрелые редии обычно желтоватого или коричневого цвета.

Церкарии. Через 75 дней после заражения моллюска *Stagnicola emarginata canadensis* от одного из них были добыты пять свободно плавающих церкариев. Из одного естественно зараженного моллюска нормально выходит свыше 50 церкариев в день. Зрелые церкарии *N. stagnicolae* имеют три глазка, а у незрелых вокруг переднего конца имеется диффузный пигмент, со скоплениями в области двух латеральных глазков. Тело 25 свободно плавающих церкариев достигало 0,32—0,57 × 0,08—0,21 мм, а длина хвоста 0,62—0,94 мм, т. е. приблизительно в два раза превосходила длину тела. Главная часть экскреторной системы состоит из двух стволов, соединяющихся спереди под медианным глазком и выходящих сзади в передний конец экскреторного пузыря.

Адолескарий. Инцистирование происходит иногда на раковине моллюска, из которого выходят церкарии, хотя для формирования цист обычно избираются другие участки поверхности тела. Между выхождением церкариев и образованием цист обычно проходит 5—20 минут. 25 цист достигали в диаметре 0,20—0,25 мм. Инцистированная стадия инвазионна для соответствующих дефинитивных хозяев, причем цисты сохраняют инвазионность при хранении в холодильнике в течение недели.

Заражение дефинитивных хозяев. Цисты, образованные церкариями из естественно зараженных моллюсков, были скормлены Гербером семи уткам, семи цыплятам, двум диким уткам, пяти лабораторным крысам, двум полевым мышам и одной белой мыши. Всего от цыплят, диких и домашних уток было добыто 283 паразита разного возраста. Один незрелый экземпляр был найден у лабораторной мыши и четыре паразита у двух крыс.

Первое заражение получилось при скармливании молодой дикой утке, второе — молодому крохалю, третье — выращенному в лаборатории утенку. У трехдневных паразитов из слепой кишки дикой утки наблюдались разветвленные экскреторные стволы и два глазка. Восьмидневные добытые от крохаля паразиты были почти зрелыми и обладали тремя рядами вентральных желез. 19-дневные паразиты от выращенного в лаборатории утенка были вполне зрелыми. Самая интенсивная инвазия наблюдалась у молодого петуха, которому было скормлено около 150 цист. Спустя 17 дней от него добыли 120 зрелых паразитов, из которых 84 оказались в одной слепой кишке, а 36 — в другой. У всех уток и кур, которым были скормлены цисты этого вида, паразиты оказались в слепых кишках.

Цисты скармливались многочисленным мышам и крысам, и лишь от одной мыши и двух крыс были получены паразиты, в том числе много незрелых; это свидетельствует о том, что они не являются облигатными хозяевами для этого вида. У одной ржанки (*Aegialitis semipalmata*) было добыто 11 паразитов этого вида.

Литература: Herber, 1942, стр. 184—189.

Notocotylus tachyeretis Duthoit, 1931

Синонимы: *Hindia tachyeretis* (Duthoit, 1931) Lal, 1935; *Hindolana tachyeretis* (*Duthoit*, 1931) Strand, 1942.

(Рис. 22)

Хозяин: птица *Tachyeres patachonicus* (из *Anseriformes*).

Локализация: слепая и задняя кишки.

Место обнаружения: Южная Америка.

Описание вида (по Дютуа, 1931). Длина тела достигает 5,2—6,4 мм при максимальной ширине 1,1 мм в области яичника. Тело несколько сужено кпереди, начиная от того уровня, где лежит задний отдел половой бурсы.

Средний ряд вентральных желез состоит из 15—16, а оба наружных из 12—16 (обычно 14) каждый. Диаметр ротовой присоски достигает 0,25—0,28 мм. Пищевод короткий, почти сразу раздваивающийся на два кишечных ствола, которые тянутся в заднем направлении между желточными железами и петлями матки (последние иногда на них налегают) и, наконец, между семенниками и яичником, доходя до заднего конца тела.

Половое отверстие расположено непосредственно позади развилка кишечника. Половая бурса тянется приблизительно до уровня середины

тела, достигая 2,5—2,8 мм длины. В передних $^2/_3$ длины бурса узкая, но ее задний конец веретеновидно расширяется, достигая максимальной ширины до 0,2 мм. Метратерм тянется в виде прямой, узкой трубки параллельно половой бурсе приблизительно на $^3/_4$ ее длины, после чего переходит в матку, которая образует 21—26 поперечных петель с каждой стороны. Яйца в матке достигают почти 0,02 мм длины, не считая филаментов на полюсах. Приблизительно на уровне шестой петли с каждой стороны начинаются желточники, тянущиеся в заднем направлении до семенников, которые располагаются в заднем конце тела по обеим сторонам яичника. Семенники глубоколопастные, 0,6—0,7 мм длины. Яичник обычно более чем в два раза меньше семенников, достигая не свыше 0,3 мм в длину. Непосредственно позади яичника лежит тельце Мелиса.

Литература: Duthoit, 1931, стр. 290—293; Lal, 1935; Strand, 1942.

Notocotylus thienemanni L. Szidat et U. Szidat, 1933

(Рис. 23 и 23а)

Хозяева: домашняя курица, кряква (*Anas boschas*), чирок-свистунок (*Anas crecca*).

Локализация: слепые кишки.

Место обнаружения: Европа.

Описание вида. Тело 2,5 мм длины. Медианный ряд вентральных желез состоит из 12 пакетов желез, а латеральные из 9—10 пакетов. Половое отверстие лежит непосредственно позади кишечной бифуркации. Семенники и яичник с глубоко изрезанными краями. Половая бурса своим дном доходит почти до уровня середины длины тела. Длина метратерма соответствует половине длины половой бурсы. Желточники своим передним краем доходят до уровня середины длины тела. Большая часть извивов матки располагается в зоне желточников. Размер яиц 0,02 × 0,01 мм, не включая филаментов.

Цикл развития

Как было выяснено Л. и У. Сидат (1933), промежуточным хозяином этой трематоды является моллюск *Planorbis corneus*, в теле которого развивается тот церкарий, который был найден Пицием в начале прошлого столетия и был наименован *Cercaria ephemera* Nitzsch, 1816. В своей первоначальной работе 1930 года Л. Сидат ошибочно полагал, что *Cercaria ephemera* является личиночной стадией *Catatropis verrucosa*. Подробности см. в исторической справке главы, посвященной характеристике цикла развития *Catatropis verrucosa*.

Литература: L. Szidat, 1930, стр. 105—113; L. and U. Szidat, 1933, стр. 265—270.

Notocotylus urbanensis (Cort, 1914)

Синоним: *Monostoma* sp. Stiles et Hassall, 1894

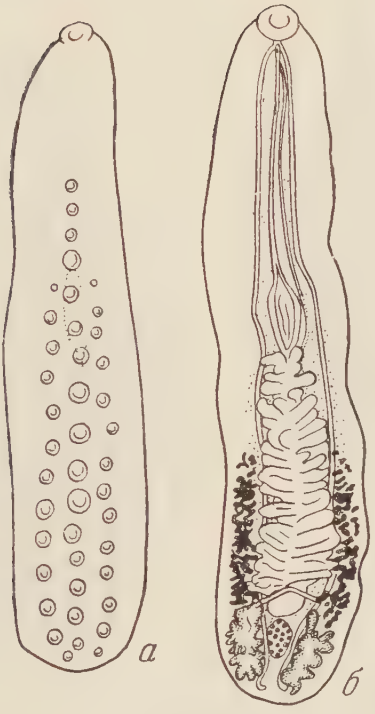
(Рис. 24)

Хозяева: шилохвость (*Anas* = *Dafila acuta*), ондатра (*Ondatra zibethica*) род — мандаринка (*Aix sponsa*).

Локализация: кишечник.

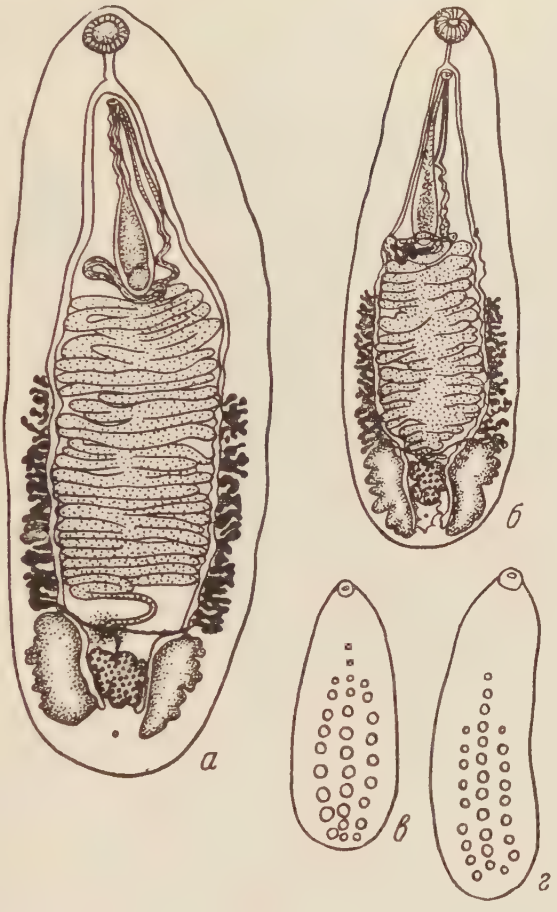
Место обнаружения: США.

Описание вида. Длина тела 2,5—3,5 мм при ширине 0,5—1 мм; имеются три ряда вентральных желез с 13—14 железами в каждом



22

22. *Notocotylus tachyeretis* Duthoit, 1931 (по Дютуа, 1931)
а — расположение вентральных желез; *б* — общий вид



23. *Notocotylus thienemanni* L. et U. Szidat, 1933 (по Л. и У. Сцидат, 1933)

а —общий вид (зрелый экземпляр); *б* — молодой экземпляр;
в и *г* — расположение вентральных желез

23а

23а. *Notocotylus thienemanni* L. et U. Szidat, 1933 (по Л. и У. Сидат, 1933)

а — яйцо; *б* — молодая редия; *в* — зрелая редия; *г* — молодой церкарий; *д* — взрослый церкарий; *е* — цист а

24

24. ***Notocotylus urbanensis*** (Cort, 1914) (по Харра, 1922)
а и *б* — молодые экземпляры; *в* и *г* — половозрелые экземпляры

ряду. Ротовая присоска 0,112—0,153 мм в диаметре. Кишечные ветви снабжены многочисленными короткими дивертикулами с наружной и внутренней сторон. Половое отверстие лежит сейчас же позади кишечного разветвления. Начиная с этого места, половая бурса направляется назад и доходит до конца первой трети тела или немного переходит этот уровень. Метратерм равен половине длины половой бурсы. Обычно десять петель матки расположены впереди желточников, тогда как у других видов этого рода они расположены латерально от кишечных стволов и простираются от середины тела до дольчатых семенников в заднем конце. Неправильно дольчатый яичник находится между семенниками и отделен от последних кишечными ветвями. Длина (не считая филаментов) яиц 0,020 мм, а ширина равна половине длины.

N. urbanensis походит на *N. attenuatus* по размеру и форме тела, а также по относительной длине половой бурсы и метратерма. По числу желез в каждом ряду он имеет большое сходство с *N. aegyptiacus*, отличаясь, однако, от него относительной длиной метратерма и половой бурсы. По положению полового отверстия он похож на *N. seineti*.

Цикл развития *Notocotylus urbanensis*

Люттермозер (Luttermoser, 1935) наблюдал выхождение из трех видов моллюсков (*Stagnicola emarginata angulata*, *Physella magnalacustris* и *Physella parkeri*) моностомных церкариев, которые почти немедленно инцистировались на салатных листьях или на стенках сосуда. Церкарии от этих моллюсков, очевидно, принадлежали к одному виду и были определены как *Cercaria urbanensis*, описанный Кортом (1914). Они характеризовались наличием глазков, U-образным экскреторным пузырем и двумя задними присасывательными органами, участвующими в передвижении. Часть этих инцистированных церкариев была скормлена двум видам мышей, в том числе виду *Peromyscus leucopis*, молодой ондатре и трем домашним утятам, выращенным в лаборатории. Спустя 11 дней после скармливания ондатре 50 цист с церкариями, добытых от *Physella magnalacustris*, от нее были получены шесть молодых моностомидных трематод длиною 0,511 мм и шириною 0,227 мм, которые, повидимому, принадлежали к виду *N. urbanensis*. Однако идентификация этих незрелых форм не могла быть окончательно установлена, поскольку у них не были еще развиты продольные ряды вентральных кутикулярных желез, отличающих *Notocotylus urbanensis* от *Quinqueserialis quinqueserialis*. Как известно, помимо этих вентральных кутикулярных образований и относительного расположения полового отверстия, между этими двумя видами трудно подметить морфологическое различие. Через 25 дней после скармливания 50 цист с церкариями от *Stagnicola emarginata angulata* утенку, от него были добыты два взрослых типичных *N. urbanensis* длиною 3,48 мм и шириною 0,68—1,24 мм, которые содержали яйца. Паразиты локализовались в слепой кишке. Эти данные экспериментально доказывают, что *C. urbanensis* действительно является личинкой *Notocotylus urbanensis*. Это предположение было высказано Харра (1922), который исходил из сравнения морфологии инцистированных адолескариев со взрослыми формами этой трематоды.

Таким образом, экспериментами Люттермозера устанавливается непреложный факт, что промежуточным хозяином *Notocotylus urbanensis* является моллюск *Stagnicola emarginata angulata*.

Поскольку *Cercaria urbanensis* обнаруживались и у двух других моллюсков — *Physella parkeri* и *Physella magnalacustris*, надо полагать, что и эти моллюски служат промежуточными хозяевами *Notocotylus urbanensis*, что, однако, требует экспериментального подтверждения.

Литература: Cort, 1914; Harrah, 1922, стр. 52—53; Luttermoser, 1935, стр. 456.

Notocotylus neyrai Gonzalez Castro, 1945

Хозяин: *Arvicola sapidus.*
Локализация: слепая кишка.
Место обнаружения: Испания.

Литература: Gonzalez Castro, 1945.

Notocotylus orientalis Ku, 1937

Хозяин: *Metanonyx tabalis serrirostris.*
Локализация: слепая кишка.
Место обнаружения: Китай.

Литература: Ku, 1937.

Патогенное значение нотокотилюсов и борьба с ними

Патогенное влияние нотокотилид изучено еще очень слабо. Патолого-гистологическое исследование слепых кишок, пораженных нотокотилидами (*Notocotylus attenuatus*), показали, что на месте локализации паразита происходит разрушение эпителия. Детальное изучение этих поражений заставляет предполагать, что они вызываются не только присоской, но главным образом теми шипиками и железами, которыми нотокотилиды снабжены на своей вентральной поверхности. Абуладзе (1937) наблюдал сильное истощение одномесячных и двухмесячных утят (Валуйский совхоз Воронежской области), при вскрытии которых обнаружились сотни *Notocotylus attenuatus.*

Лечение нотокотилидоза уток впервые изучалось Шульцем и Сутягиным (1936), которые при экспериментальном заражении этих птиц видом *Notocotylus attenuatus*, в период работы одной из гельминтологических экспедиций в Армении, испытывали эффективность различных антгельминтических препаратов. Наиболее эффективным препаратом указанные авторы считают филицилен, который в дозе 1—2 г дал 98% экстенсэффективности и 71% интенсэффективности. Тетрахлорэтилен в дозе 1—2 куб. см тоже обладает высокой эффективностью, но дает некоторые явления отравления. Четыреххлористый углерод, по данным Шульца и Сутягина, давал достаточный терапевтический эффект лишь в больших дозах — 4 куб. см.

К. И. Абуладзе (1937) испытывал при нотокотилезе уток ареколин, четыреххлористый углерод, экстракт корневища мужского папоротника и камалу. При этом наилучшие результаты были получены от применения ареколина в дозе 0,002 на килограмм живого веса и четыреххлористого углерода в дозе 4,0 на голову. Экстракт корневища мужского папоротника в дозах 0,3—0,5 и камала 0,5—1,0 не оказывали эффективности при нотокотилезе уток.

Профилактика нотокотилеза практически не разработана. Поскольку промежуточными хозяевами возбудителей этих гельминтов являются пресноводные моллюски, разработка профилактических методов борьбы должна быть направлена на изыскание мер борьбы с моллюсками.

Литература: Шульц и Сутягин, 1936; Абуладзе, 1937.

Род *Catatropis* Odhner, 1905

Диагноз рода.

Notocotylinae. Тело удлиненное; передний и задний концы тела приблизительно в одинаковой степени закруглены. Кутикула переднего отдела и всей брюшной поверхности усажена мельчайшими шипиками, которые по направлению кпереди становятся более крупными, на брюшной же поверхности передней части тела они переходят в мощные, густо усаженные, ромбической формы, щитки. Брюшная поверхность тела имеет три ряда слабо развитых пакетов желез, из числа которых медианный ряд желез открывается на поверхности одиночного, несколько выступающего, удлиненного, килевидной формы, валика (гребня), в то время как оба боковых ряда желез открываются на поверхности 8—12 маленьких, продольно расположенных сосочков, которые неспособны выпячиваться наружу. Метратерм сильно развит, причем длина его достигает почти длины половой бурсы. Паразиты толстых кишок млекопитающих и птиц.

Типичный вид: *Catatropis verrucosa* (Frölich, 1789).

Таблица для определения видов рода *Catatropis*

1 (2). Тело сравнительно короткое и широкое. Медио-вентрального киля нет. . . . . *C. gallinulae* Johnston, 1928.
2 (1). Тело продолговатое; медио-вентральный киль имеется.
3 (8). Половое отверстие лежит кпереди от кишечной бифуркации.
4 (5). Половая бурса переходит за задний край передней трети длины тела. Косые извивы матки доходят до половой бурсы. . . . . *C. pricei* Harwood, 1939.
5 (4). Половая бурса не доходит до заднего края передней трети длины тела. Семенной пузырек почти целиком расположен вне полости половой бурсы.
6 (7). Метратерм длиннее половой бурсы . . *C. harwoodi* Bullock, 1952.
7 (6). Метратерм равен по длине половой бурсе . . . . . *C. indicus* Srivastava, 1935.
8 (3). Половое отверстие располагается позади развилка кишечника.
9 (10). Половая бурса переходит за уровень середины длины тела. Передние желточные фолликулы доходят до уровня средних извивов матки . . . . . *C. liara* Kossack, 1911.
10 (9). Половая бурса не достигает уровня середины длины тела.
11 (12). Метратерм равен длине половой бурсы . . . . . *C. filamentis* Barker, 1915.
12 (11). Метратерм короче половой бурсы.
13 (14). Число вентральных желез 10—11 в каждом боковом ряду . . . . . *C. pacifera* Noble, 1933.
14 (13). Число вентральных желез более 11 в каждом боковом ряду.

15 (16). Число вентральных желез 15—17 в каждом боковом ряду. Желточники начинаются на уровне середины длины тела . . . . . *C. hisikui* Yamaguti, 1939.

16 (15). Число вентральных желез в правом ряду 12—17, а в левом 13—18. Желточники не доходят до середины длины тела . . . . . *C. cygni* Yamaguti, 1939.

17 (18). Латеральные ряды вентральных желез располагаются в зоне матки . . . . . *C. orientalis* Harshe, 1932.

18 (17). Латеральные ряды вентральных желез располагаются в зоне семенников и желточников.

19 (20). Половая бурса превышает длину одной трети длины тела. Длина пищевода менее половины диаметра ротовой присоски . . . . . *C. verrucosa* (Frölich, 1789).

20 (19). Половая бурса меньшей длины, чем одна треть длины тела. Длина пищевода более половины диаметра ротовой присоски . . . . . *C. charadrii* Skrjabin, 1915.

Catatropis verrucosa (Frölich, 1789) Odhner, 1905

Синонимы: *Fasciola verrrucosa* Frölich, 1789; *Fasciola anseris* Gmelin, 1789; *Monostomum verrucosum* (Frölich, 1789) Zeder, 1800; *Fostucaria pedata* Schrank, 1796; *Notocotylus triserialis* Dies., 1839, pro parte

(Рис. 25)

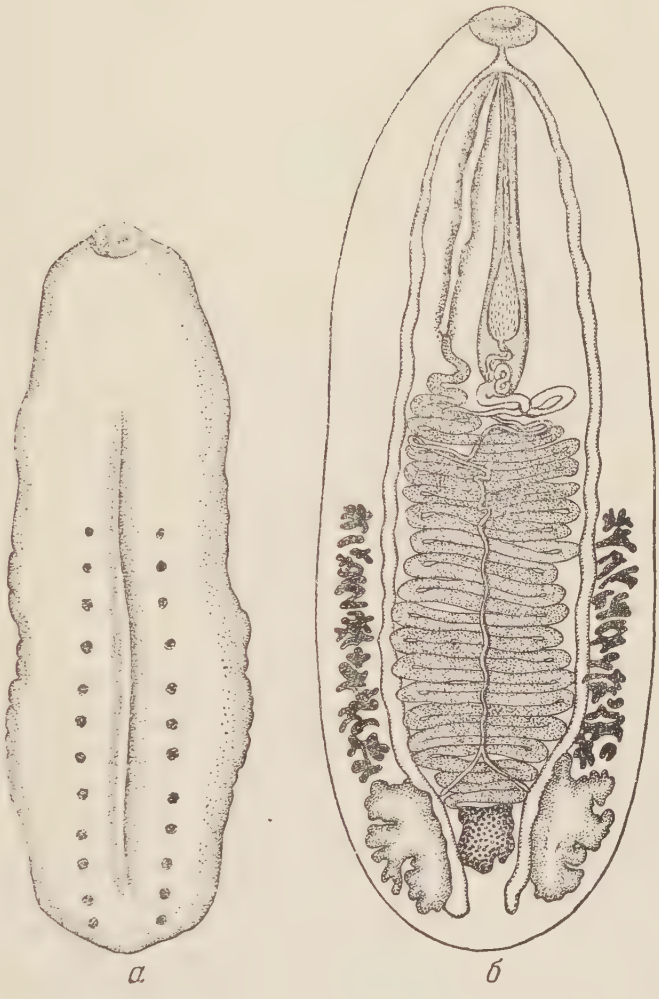
Хозяева: дом. утка, дом. гусь, обыкновенная гага (*Somateria mollissima*), крохаль (*Mergus serratus*), серая утка (*Anas strepera* = *Anas cinerea*), казарка белощекая (*Branta leucopsis*), лебедь-кликун (*Cygnus musicus*), гоголь (*Bucephala clangula*).

Локализация: слепые и тонкие кишки.

Места обнаружения: Западная Европа, СССР.

Описание вида. Тело длиною 1,0—5,0 мм при ширине 0,75—1,25 мм. Ротовая присоска 0,13—0,16 мм в поперечнике. Вентральная поверхность передней части тела вооружена острыми щетинками, достигающими 0,008—0,009 мм длины. По направлению к задней части тела их размер становится все меньше, причем на уровне второй трети длины тела щетинки исчезают, переходя в своеобразную зернистость. Передняя четверть дорзальной поверхности тела тоже вооружена нежными щетинками. Медианный гребень на брюшной стороне тела начинается на уровне первой трети или четверти длины тела и заканчивается близ заднего конца тела. Латеральные пакеты желез представлены в количестве 8—12 с каждой стороны. Задняя пара боковых желез располагается несколько позади заднего конца медианного гребня, в то время как передний край гребня лежит кпереди от передней пары желез. Половое отверстие лежит непосредственно позади кишечной бифуркации, причем мужское отверстие располагается несколько кпереди от женского. Хорошо развитая половая бурса несколько не доходит до середины длины тела (а у отдельных индивидов — доходит). Метратерм мощно развит и достигает почти одинаковой длины с половой бурсой. Передняя граница желточников лежит немного позади середины длины тела. Поперечные петли матки, как правило, заканчиваются на уровне дна половой бурсы. Яйца 0,018—0,020 мм длины.

Считаю целесообразным дать более новую и подробную морфологическую характеристику *Catatropis verrucosa*, приведя данные из работы советского гельминтолога Еркиной (1953).



25

25. *Catatropis verrucosa* (Frölich, 1789) (по Однеру, 1905)
а — расположение вентральных желез; *б* — общий вид

Описание вида (по Еркиной, 1953)[1]. Форма тела удлиненная, с округлым более широким задним концом и более узким передним. Длина тела колеблется от 2,970 мм до 5,475 мм при ширине в области расположения семенников от 0,785 мм до 1,275 мм, а в области полового отверстия — от 0,480 мм до 1,105 мм.

На брюшной поверхности тела расположены три продольных ряда железистых образований. Два боковых ряда представлены отдельными скоплениями одноклеточных железок, образующих как бы сосочки, слабо выступающие на поверхности тела, но неспособные выворачиваться наружу. Количество железистых сосочков в каждом ряду колеблется от 9 до 14. Наиболее часто встречается 11—12 сосочков. Более мелкие железистые сосочки расположены ближе к переднему и заднему концам тела, а наиболее крупные — в области расположения половых желез. Первая пара железок расположена в начале или середине второй четверти тела, на расстоянии 1,230—1,725 мм от переднего конца тела. Характерно их расположение по отношению к половой бурсе: первые железистые сосочки расположены на уровне ее задней расширенной части. Последняя пара боковых железистых сосочков сдвинута к середине тела и находится от заднего конца на расстоянии 0,135—0,275 мм. Медианный ряд представлен железистыми клетками такого же характера, как и в боковых сосочках, но они не образуют отдельных сосочков, а расположены в виде непрерывной полоски, слабо выступающей, как и железки боковых рядов, на поверхности тела. Валик начинается ближе к переднему концу тела, чем первая пара боковых железок — в области средней части половой бурсы. Заканчивается железистый валик в задней части тела, на уровне предпоследней пары боковых железок.

Кутикула брюшной поверхности тела покрыта густо расположенными мелкими шипиками, которые видны лишь на свежих объектах.

Ротовая присоска овальной формы. Ее диаметры достигают от 0,135 × × 0,120 мм до 0,240 × 0,225 мм. От ротового отверстия, расположенного в углублении присоски, идет короткий пищевод, разветвляющийся на две кишечные ветви перед половым отверстием. Ветви кишок слепо оканчиваются в заднем конце тела, на уровне заднего края семенников. В области переднего края семенников они образуют коленчатый изгиб к середине тела, располагаясь затем между яичником и семенниками.

Выделительная система видна не у всех особей. В некоторых случаях на свежих гельминтах, только что взятых из слепых кишок при сильном ее наполнении экскреторными продуктами, хорошо видны три пары выделительных стволов. Они расположены вдоль тела и у заднего конца соединяются в один короткий канал, впадающий в выделительный пузырек. Средняя пара выделительных каналов наиболее крупная; каналы боковой пары расположены латерально от желточников; они более тонкие. На всем своем протяжении вдоль тела эти каналы соединены между собою поперечными, более тонкими канальцами.

В задней части тела, латерально от кишечных ветвей, расположены два семенника. Медиальная сторона семенников гладкая, латеральная — глубоколопастная. Длина их 0,390—0,900 мм при ширине 0,225—0,375 мм.

От семенников отходят тонкие семяпроводы (vasa efferentia), соединяющиеся в области желточных протоков в семявыносящий канал (vas deferens), идущий по медианной линии тела к переднему концу и

[1] Публикуется впервые.

заканчивающийся извитым семенным пузырьком. Семенной пузырек частично расположен вне половой бурсы, частично в виде извитого канала, в задней расширенной части бурсы. Семяизвергательный канал оканчивается мощно развитым циррусом. Поверхность цирруса покрыта кутикулярными шипиками, расположенными при выпячивании цирруса остриями назад; длина этих шипиков 0,004 мм при ширине 0,002 мм.

Хорошо развитая половая бурса расширена в своей задней части; она доходит почти до середины тела; длина ее колеблется от 1,200 мм до 1,850 мм при наибольшей ширине от 0,120 мм до 0,240 мм. Половое отверстие расположено позади развилка кишечника, на расстоянии 0,240—0,585 мм от переднего конца тела.

Яичник расположен в задней части тела, между семенниками, отделяясь от них кишечными стволами. Форма яичника овальная, с гладкими краями, иногда имеющими одну-две неглубокие лопасти. Длина яичника колеблется от 0,225 мм до 0,450 мм при ширине от 0,165 мм до 0,345 мм. Перед яичником расположено тельце Мелиса, диаметр которого достигает 0,180—0,225 мм. Короткий яйцевод переходит в матку, расположенную правильными поперечными извилинами от тельца Мелиса до половой бурсы. Количество петель матки достигает 18—20. Последние петли матки более короткие. Метратерм хорошо развит и представляет собой расширенный мускулистый орган; он немного короче мешка цирруса. Открывается метратерм общим половым отверстием.

Желточники располагаются латерально от кишечных стволов от середины длины тела или немного позади нее и доходят до переднего края семенников. При наполнении желточных фолликулов они образуют довольно крупные овальные дольки. Длина желточников 0,900—1,575 мм. Расстояние от переднего конца тела до начала желточников 1,620—2,925 мм; от заднего конца тела желточники расположены на расстоянии 0,450 — 1,020 мм. Оба желточных протока соединяются на уровне тельца Мелиса, образуя желточный резервуар. Матка плотно набита яйцами, и лишь в последней петле, перед выходом в метратерм, яйца расположены друг от друга на некотором расстоянии, соприкасаясь лишь филаментами.

Цикл развития *Catatropis verrucosa*

Историческая справка. Люэ и Лоосс в свое время предполагали, что личиночными стадиями представителей *Catatropis* и *Notocotylus* являются *Cercaria ephemera* Nitzsch и *Cercaria imbricata* Looss. С другой стороны, Фибигер (Fiebiger) в 1923 году высказал предположение, будто *Cercaria ephemera*, встречающаяся в моллюске *Planorbis corneus*, является личиночной стадией циклоцелиды *Typhlocoelum flavum*, причем это предположение являлось априорным, поскольку опыты скармливания этими церкариями не производились.

Сцидат (L. Szidat) в 1930 году пытался экспериментально доказать, что *Cercaria ephemera* Nitzsch, 1816, паразитирующая в моллюске *Planorbis corneus*, является личиночной формой *Catatropis verrucosa*.

Ниже мы приводим из работы Сцидата (1930) данные о предполагаемом цикле развития этой трематоды.

«*Cercaria ephemera* развивается в желтоватого цвета редиях длиною 0,5—1,0 мм при ширине 0,1—0,2 мм, в средней кишечной железе *Planorbis corneus*. На переднем конце редий имеется фаринкс длиною около 0,06 мм при ширине 0,03 мм, за которым следует кишечник, тянущийся до

заднего конца тела. У редий, как правило, не наблюдаются латеральные отростки, существующие у редий некоторых других трематод, например эхиностоматид.

Эти редии содержат немногочисленные зародышевые шары, из которых развиваются церкарии. Внутри редии церкарии развиваются только до определенного размера и, в противоположность другим церкариям, покидают редию в еще незрелом состоянии через родильное отверстие, расположенное на переднем конце ее тела; лишь выйдя из недр материнского тела, церкарии значительно увеличиваются в размере. Внутри редии тело церкария, вместе с хвостом, бесцветное и прозрачное. Позже, благодаря наличию пигмента, тело становится непрозрачным и приобретает коричневато-зеленую окраску, в то время как хвостовой придаток остается бесцветным.

У выросших церкариев тело достигает 0,4—0,5 мм в длину и 0,06—0,25 мм в ширину, в зависимости от того, какие очертания приняло их чрезвычайно растяжимое тело. На переднем конце тела находится ротовая присоска, диаметр которой достигает 0,025 мм. Длина нераздвоенного хвоста 0,6—0,7 мм при ширине у корня 0,05 мм. Фаринкса нет, короткий пищевод раздваивается на два кишечных ствола, доходящие до заднего конца тела; у живых паразитов, из-за сильной пигментации, кишечные стволы едва различимы. Экскреторные каналы соединяются в почти шарообразном экскреторном пузыре, расположенном у заднего конца тела, тогда как спереди они сливаются непосредственно под ротовой присоской.

С обеих сторон корня хвоста тело образует по одному маленькому отростку; в каждом из этих отростков имеется впадина, усеянная мельчайшими шипиками; значение этой впадины не выяснено. Справа и слева от ротовой присоски имеется по два очень маленьких возвышения, из которых выходит по одной очень тонкой щетинке, вероятно, представляющей собой примитивный орган чувств. Взрослый церкарий имеет три глазка, развитие которых протекает крайне своеобразно. У молодого, находящегося еще в редии, церкария видны сначала лишь два круглых черных пятнышка. После выхождения из редии эти первичные пигментные пятна постепенно звездообразно расплываются, темнеют и, наконец, сходятся на середине тела. Позже пигмент снова стягивается к точкам отправления, но на середине, непосредственно позади ротовой присоски, остается третий, вновь образовавшийся глазок. От латеральных глазков назад тянутся две, несколько более интенсивно пигментированные латеральные полосы, в которых можно различить несколько железистых органов.

Необычное обилие глазков свидетельствует о большой светочувствительности этих церкариев. И действительно, зрелые церкарии покидают промежуточного хозяина только днем и даже преимущественно в середине дня, при солнечном свете. Если поставить сосуд с зараженными моллюсками на солнце, то около 10—11 часов утра можно наблюдать массовое выхождение церкариев, которые скопляются в освещенной солнцем части аквариума и чрезвычайно живо двигаются в воде. Очень скоро церкарии садятся на какую-нибудь плотную поверхность и начинают выделять цистогенное вещество. Большинство церкариев садится на стенку аквариума, но могут использовать и любой иной предмет. Уже к 14 часам все церкарии оказываются инцистированными. Особенно часто можно видеть цисты на раковине моллюсков, на водорослях и т. п. Прежде всего церкарий прикрепляется и принимает почти совершенно круглую форму, затем поверхность его тела начинает выделять мелкие, видимо, еще не связанные между

собой капельки, вытекающие из цистогенных железистых клеток. Вероятно, кутикула церкария при этом тоже отделяется в виде тончайшей оболочки, так как лежащее внутри этого первого слоя тело церкария начинает поворачиваться, тогда как хвост часто еще остается связанным со старой оболочкой. Наконец, он отрывается и может еще долгое время плавать в воде отдельно.

Оболочка, которой теперь окружено тело церкария, с каждым его движением утолщается и под конец достигает 0,03 мм толщины. Циста приобретает форму часового стекла. Пигментация тела сохраняется, равно как вначале сохраняются также и глазки, которые явственно просвечивают сквозь оболочку. Обычно общий диаметр цисты достигает 0,29 мм. Весною, повидимому, развиваются одна за другой несколько генераций редий, пока вся среднекишечная железа моллюска не окажется целиком пронизанной ими.

В пресноводных бассейнах Европы можно встретить *Cercaria ephemera* Nitzsch как ранней весной, так и поздней осенью, при наличии достаточного количества солнечных дней. Цисты — адолескарии — попадают к дефинитивному хозяину с пищей, как это неоднократно экспериментально доказал Сцидат. Ряска, водоросли и мелкие моллюски, на поверхности которых скопляются многочисленные адолескарии, составляют главную пищу домашних гусей и уток. Иногда также в тине можно найти более крупные скопления свободно плавающих цист, которые тоже попадают с пищей к дефинитивному хозяину» (Szidat, 1930).

Для получения взрослых паразитов Сцидат скармливал незараженным уткам многочисленные цисты *C. ephemera*, как свободные, так и вместе с моллюсками.

«В кишечнике дефинитивного хозяина — утки,— говорит Сцидат, — оболочка цисты распадается, и молодой паразит освобождается. Взрослых паразитов и переходные стадии можно находить только в самых дальних концах слепых кишок уток.

В слепых кишках молодые паразиты достигают через несколько дней половой зрелости и начинают продуцировать яйца. Тело их продолжает увеличиваться и достигает своего окончательного размера в 5 мм только через несколько недель. Яйца многочисленные и очень мелкие, длиною не более 0,018—0,02 мм, с очень длинными филаментами на обоих полюсах. Яйца выделяются во внешнюю среду с фекалиями хозяина. Для того чтобы снова инвазировать промежуточного хозяина, т. е. *Planorbis corneus*, яйца должны предварительно попасть в воду. Сцидату не удалось добиться выхождения из яиц мирацидиев. Возможно, что яйца с мирацидиями заглатываются моллюсками и они выходят из яиц лишь в кишечнике промежуточного хозяина» (Szidat, 1930).

Так представлял себе Л. Сцидат в 1930 году цикл развития *Catatropis verrucosa*. Однако дальнейшие экспериментальные исследования, проведенные в 1933 году Л. и У. Сцидат, показали, что первая работа Л. Сцидат (1930) была ошибочной. В 1933 году супруги Сцидат выяснили, что *Cercaria ephemera*, формирующаяся в моллюске *Planorbis corneus*, является личиночной стадией не *Catatropis verrucosa*, а того гельминта, который был обнаружен в слепых кишках уток Тинеманом (Thienemann) и который получил наименование *Notocotylus thienemanni* L. et U. Szidat, 1933.

Тем самым было установлено, что цикл развития *Catatropis verrucosa* еще не расшифрован.

Честь расшифровки биологического цикла *Catatropis verrucosa* принадлежит советскому гельминтологу Еркиной, которая в 1953 году вы-

яснила, что промежуточным хозяином этой трематоды является моллюск *Bithynia tentaculata* и факультативно — *Bithynia leachi*.

Ниже мы приводим данные Еркиной, касающиеся биологии *Catatropis verrucosa*.

Цикл развития *Catatropis verrucosa* (по Еркиной, 1953)[1]

(Рис. 26 и 27)

Яйцо *Catatropis verrucosa*, согласно исследованиям Еркиной, имеет овальную форму, с небольшой асимметрией. Оно покрыто двумя гладкими оболочками. Цвет яйца серый. На каждом полюсе расположено, как правило, по одному филаменту. Но нередки случаи, когда яйцо несет три, четыре, пять или один филамент. В этих случаях расположение филаментов бывает очень различным: два филамента на одном полюсе и один на другом, по два филамента на каждом полюсе, четыре филамента на одном и один на другом полюсе и, наконец, лишь один филамент на одном из полюсов. На одном из полюсов расположена крышечка яйца, граница которой заметна в виде более светлого валика. Филаменты представляют собою длинные, утончающиеся к свободному концу нити. Начинаются они у полюса яйца воронкообразным расширением, охватывающим часть яйца. Филаменты упруги и никогда не скручиваются.

Еркина исследовала яйца из первой и последней петель матки половозрелого *C. verrucosa* и получила следующие результаты (в миллиметрах):

	Из первой петли матки	Из последней петли матки
Длина яйца	0,025—0,026	0,025—0,029
Ширина »	0,011—0,013	0,012—0,013
Длина филаментов	Или их еще нет, или есть лишь один филамент, или два филамента, 0,010—0,033	от 0,100— до 0,135
Состояние зародыша . . .	Первые стадии дробления, видны желточные включения	Свернутый петлеобразно, сформированный зародыш. Лежит в яйце неподвижно

Стараясь выяснить биологическое значение филаментов, Еркина провела наблюдения за состоянием яиц в толще воды и в аквариуме, на дно которого был помещен тонкий слой ила. Яйца, взятые из последней петли матки, были помещены в широкую пробирку, наполненную водой. Вода была хорошо перемешана стеклянной палочкой. Наблюдение за находящимся в воде яйцами проводилось с помощью бинокулярной лупы. Наблюдение велось в течение одного часа.

Яйца с током воды опускались на дно пробирки и вновь поднимались к поверхности воды. Характерно то, что и опускались, и поднимались яйца в вертикальном положении, т. е. филаменты их были направлены вверх и вниз. Движение яиц постепенно замедлялось с замедлением тока воды. Через час яйца еще не осели на дно.

Наблюдение в аквариуме показало, что яйца, опускаясь на дно, не ложатся филаментами горизонтально, а концом одного из филаментов

[1] Публикуется впервые.

вкалываются в субстрат, и само яйцо остается на некотором расстоянии от субстрата. Противоположный филамент свободно колышется в воде.

Если яйца опускаются на гладкое стеклянное дно, то их филаменты не прилегают плотно к стеклу и колышатся при малейших движениях воды. Этим обеспечивается большая возможность встречи яйца с промежуточным хозяином.

Изучая развитие *Catatropis verrucosa*, Еркина пришла к следующим выводам:

1) Мирацидий *C. verrucosa* в воду не выходит.

2) Заражение промежуточных хозяев происходит через активное поедание моллюсками яиц *C. verrucosa*, попавших в воду. В организме моллюска крышечка яйца открывается и мирацидий выходит. Промежуточными хозяевами *C. verrucosa*, по данным Еркиной, оказались *Bithynia tentaculata* и *Bithynia leachi*.

3) Восприимчивость моллюсков к заражению не одинакова. Молодые моллюски более восприимчивы к инвазии, что наблюдалось при вскрытии естественно зараженных моллюсков и в опытах.

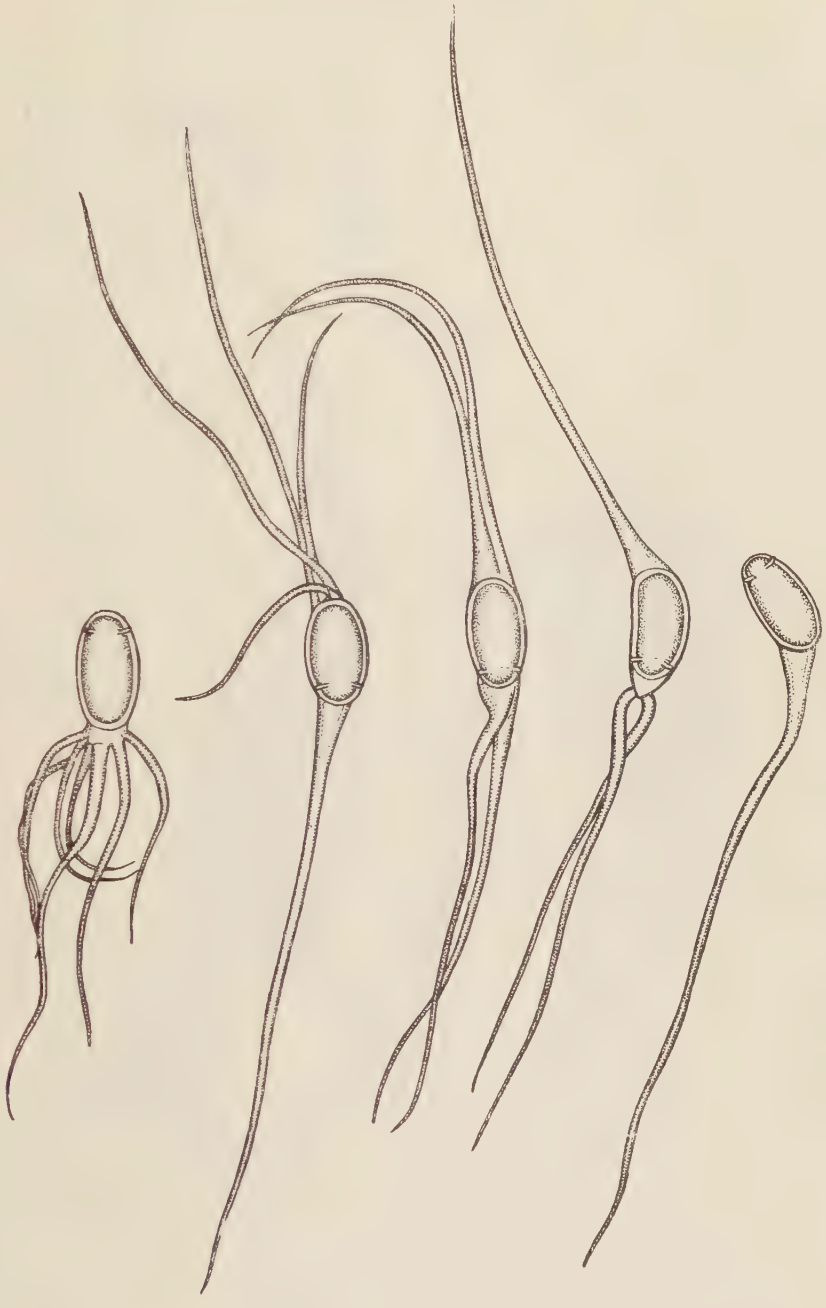
4) Опыты и наблюдения при вскрытиях естественно зараженных моллюсков показали, что вид моллюска не является строго специфичным промежуточным хозяином для изучаемых видов гельминтов. В большинстве случаев яйцами *C. verrucosa* заражаются *B. tentaculata*, но Еркиной обнаружены случаи развития редий *C. verrucosa* и в *B. leachi* при естественном заражении.

Личиночные стадии. Паразитическими личиночными стадиями *C. verrucosa*, обнаруженными в *B. tentaculata* и *B. leachi*, явились редии и незрелые церкарии, вышедшие из редий в печень моллюска.

Редии, развивающиеся в *B. tentaculata*, локализуются в своем большинстве в передней части печени моллюска, по ходу половых путей и кишечника, по жаберной полости. Такое же и место локализации редий в *B. leachi*.

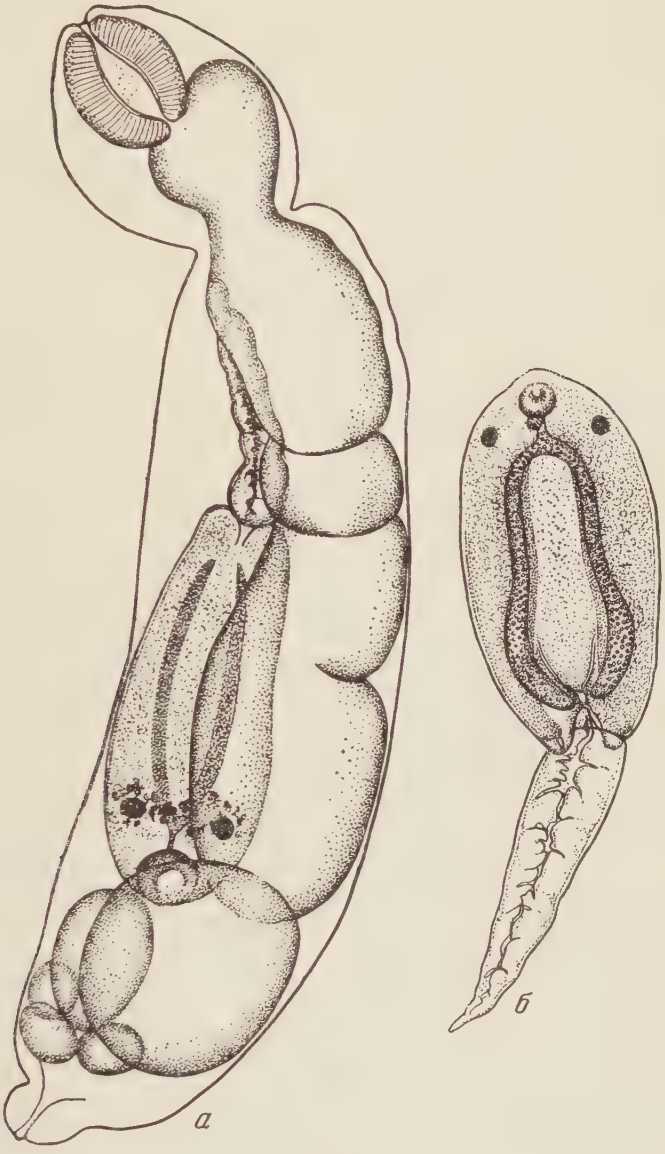
Редии *C. verrucosa* имеют продолговатую форму с округлым передним и задним концами. Часто эта форма нарушается наличием одной-двух поперечных перетяжек тела. Цвет редий серый. На переднем конце редии расположено ротовое отверстие, от которого идет очень короткий пищевод, переходящий в мощно развитой фаринкс; длина пищевода 0,010—0,030 мм. Фаринкс представляет собой мышечный орган; форма его бокаловидная. Сокращением фаринкса насасывается пища в расположенную за ним кишку. Кроме того, он имеет фиксаторное значение. Кишка редии *C. verrucosa* толстая, занимающая почти всю ширину тела. У зрелой редии она образует один-два изгиба в теле и слепо заканчивается недалеко от заднего конца. На заднем конце тела расположено отверстие для выхода церкариев — родильное отверстие. Оно помещается или на небольшом выступе тела — тогда оно хорошо видно, или без такового— в этом случае оно трудно различимо. Канал, идущий в теле от родильного отверстия, открывается в заднем конце тела воронкообразным расширением, не доходя до конца кишки. Размеры зрелых редий следующие: длина редии 0,825—1,800 мм, наибольшая ширина 0,225—0,400 мм; расстояние от ротового отверстия до фаринкса 0,015—0,030 мм; диаметр фаринкса от 0,090 мм до 0,120—0,125 мм.

Между кишкой и стенками тела развиваются или дочерние редии или церкарии. Только в трех случаях Еркиной удалось обнаружить в редиях развитие редий второго порядка: в двух случаях опытного заражения и один раз при вскрытии естественно зараженного моллюска. Количество дочерних редий в материнской редии равно 2—3. Они расположены вдоль



26

26. *Catatropis verrucosa* (Frölich, 1789) (по Еркиной, 1953) Яйца тератологические, с различным числом филаментов



27

27. *Catatropis verrucosa* (Frölich, 1789)
а — редия; *б* — церкарий

материнской редии, почти достигая ее длины. Повидимому, развитие может идти и через образование дочерних редий и минуя эту стадию развития, на что указывают очень редкие случаи обнаружения дочерних редий.

Церкарии в редиях развиваются из зачатковых шаров. У хвостового конца редии расположены более мелкие зачатковые шары, к головному концу более крупные. Количество зачатковых шаров *C. verrucosa* не превышает десяти.

Церкарии созревают постепенно, и готовых к выходу из редий церкариев обычно бывает 1—2, реже 3—4.

Сформированные церкарии располагаются вдоль редии, занимая почти всю ее длину. Церкарии, готовые к выходу из редии, слабо пигментированы и имеют серо-коричневую окраску. Не пигментирована передняя часть церкария до развилка кишки и хвост. На месте будущих боковых пигментных глазков — на уровне развилка кишки расположены два пигментных скопления зернистого характера. Такие церкарии активно движутся в редии, сокращая тело и хвост.

Ни в одном случае опытного или естественного заражения промежуточных хозяев не обнаружено стадии спороцисты. На этом основании Еркина делает заключение, что развитие происходит без стадии спороцисты.

Вскрытие моллюсков, зараженных опытным путем, показало, что на 5—8-й день после заражения молодые редии уже сформированы. Их длина в этом возрасте 0,150—0,180 мм при ширине 0,120—0,105 мм. Диаметр фаринкса 0,020—0,025 мм. Фаринкс на ранних стадиях развития непосредственно примыкает к ротовому отверстию. В редиях, достигающих длины 0,300—0,450 мм, хорошо развиты зачатковые шары, но сформированных церкариев еще нет. В редиях длиною 0,500—0,600 мм форма церкариев дифференцируется. Зрелые редии с развитыми подвижными церкариями достигают 0,200—1,800 мм длины. Наиболее подвижны редии в период появления в них зачатковых шаров. Они движутся, сокращая и изгибая все тело, в то время как зрелые редии производят только слабые изгибы в области переднего и заднего концов тела. Цвет редий от молодого до зрелого возраста серый. Толстая кишка молодых редий прозрачна, с очень небольшим количеством заглоченной пищи, у взрослых форм кишка набита серыми зернистыми пищевыми частицами.

Заражение моллюсков происходит не одновременно. На это указывает заражение моллюсков в опытах, где в популяции редий встречаются как очень молодые редии, так и редии с уже формирующимися церкариями. Следовательно, заражение моллюска происходит постепенно, при заглатывании им инвазионных яиц гельминта.

Еркина провела подсчет количества редий в моллюсках на десяти зараженных экземплярах. Интенсивность заражения *B. tentaculata* в естественных условиях очень различна. Просмотр органов моллюска с подсчетом редий показал, что при слабой инвазии, когда поражена паразитическими личинками только часть печени, их насчитывается несколько десятков. В случае интенсивной инвазии, когда поражена вся печень моллюска и половые пути, количество редий насчитывается до 500.

Продуцирование редиями церкариев происходит длительное время. В лабораторных условиях естественно зараженный *B. tentaculata* жил шесть месяцев, с ноября 1950 года по апрель 1951 года. За этот период времени из него было выделено 2500 церкариев. Обнаружение в естественных условиях ранней весной *B. tentaculata* и *B. leachi*, зараженных и уже выделяющих моностомных церкариев, говорит о том, что зараженные моллюски перезимовывают в естественных условиях.

Из редий *C. verrucosa* в печень моллюска выходят незрелые церкарии *C. verrucosa* и располагаются в печени моллюска, где и происходит их дальнейшее развитие. Незрелые церкарии малоподвижны. Тело их овальной формы, с округлым передним концом и вогнутостью в середине заднего конца, где прикрепляется хвост. Пигментные клетки еще не густо покрывают их тело. Два пигментных боковых глазка не имеют резких контуров и окружены скоплением коричнево-черного зернистого пигмента, образующего два пигментных поля вокруг глазков. Ротовая присоска и передняя часть тела не пигментированы.

На уровне боковых пигментных глазков короткий пищевод, отходящий от ротового отверстия, разветвляется на две кишечных ветви, слепо оканчивающиеся у заднего конца тела. Кишечник наполнен округлыми гранулированными тельцами.

Параллельно кишечным ветвям, с их внутренней стороны расположены два выделительных канала, которые впадают в экскреторный пузырек, расположенный в заднем конце тела около хвоста. Вдоль всего хвоста проходит выделительный канал, также открывающийся в выделительный пузырек.

Приводим данные Еркиной о размерах незрелых и зрелых церкариев, вышедших в печень моллюска.

Размеры (в миллиметрах) церкариев, вышедших в печень моллюска *B. tentaculata*

	Незрелые церкарии	Зрелые церкарии
Длина тела	0,300—0,450	0,330—0,525
Ширина »	0,150—0,225	0,119—0,225
Длина хвоста	0,225—0,675	0,300—0,420
Наибольшая ширина хвоста	0,045—0,075	0,043—0,090
Диаметр боковых пигментных глазков	Два поля пигментиров. скоплений	0,019—0,023
Диаметр присоски	0,045—0,050	0,040—0,050

Наряду с малоподвижными незрелыми церкариями, в печени моллюска находится небольшое количество зрелых церкариев, готовых к выходу из моллюска. Они активно движутся, благодаря быстрому движению хвоста и сокращению тела. Зрелые церкарии выходят в воду.

Тело зрелого церкария *Catatropis verrucosa* сильно пигментировано. Цвет пигмента коричнево-черный. Крупные пигментные клетки расположены по всему телу, за исключением присоски и хвоста. Расположение их неравномерно: от пигментных боковых глазков вдоль кишечных стволов располагаются две более темные пигментные полосы. Появляется третий пигментный глазок, расположенный по медианной линии тела, непосредственно за присоской. Зернистые пигментные поля, бывшие вокруг боковых пигментных глазков, исчезают. Боковые глазки приобретают черную окраску и резко очерченный контур.

На конце тела по обе стороны хвоста развиваются выступы тела конусообразной формы. Они прозрачны, и внутри каждого из них находится полость грушевидной формы, открывающаяся тонким протоком на вершине

конуса. При ползании церкарий закрепляется сначала присоской, а затем, сократив тело, опирается на два хвостовых выступа и вновь вытягивает в этот момент тело вперед. Функция полости в этих образованиях не выяснена; возможно, что это выводные протоки экскреторной системы.

Плавают церкарии при быстрых зигзагообразных движениях хвоста, сокращая тело до шарообразной формы.

Изучение развития *C. verrucosa* в премагинальной период показывает, что на 7-е и 8-е сутки *C. verrucosa* достигает размера не более 1,200 мм при средней длине тела в популяции 0,700—0,800 мм. В их теле обнаружено в этот период много пигмента, а в одном случае и два боковых пигментных глазка. Кишечные каналы идут параллельно на всем протяжении тела.

Половые железы еще не сформированы; нет в этот период и железистых образований на брюшной стороне тела. Исследование проведено на свежих объектах и затем они же окрашены.

Развитие железистых сосочков и железистого валика совпадает с формированием половой системы, когда развиты не только половые железы, но и развивается матка. Наименьшие размеры *C. verrucosa*, в которых были обнаружены железистые образования на брюшной стороне,— 1,225 мм, хотя далеко не все особи указанного размера имеют сформированные железы.

Железистые клетки, образующие железистые сосочки боковых рядов, у молодых *C. verrucosa* расположены менее компактно, чем у зрелых особей, благодаря чему сосочки не имеют резких контуров, но и не сливаются между собою. Наиболее ярко выражены эти образования в стадии, близкой к половой зрелости.

Количество и расположение железистых сосочков с момента их появления соответствует таковому половозрелой особи.

Литература: Frölich, 1789; Szidat, L., 1930; Szidat L. and U., 1933.

Catatropis appendiculata Lutz, 1928

Хозяин: *Nettion brasiliense* (птица).

Локализация: слепые кишки.

Место обнаружения: Южная Америка.

К сожалению, литературы с описанием этого вида в нашем распоряжении не было.

Литература: Lutz, 1928.

Catatropis charadrii Skrjabin, 1915

(Рис. 28)

Хозяин: кулик-черныш (*Helodromus ochropus* L.)

Локализация: кишечник.

Место обнаружения: СССР (Урал).

Описание вида (по Скрябину, 1915). Длина тела достигает 3,6 мм при 0,85 мм максимальной ширины. На вентральной поверхности лежат пакеты желез, как у *C. verrucosa*. Ротовая присоска 0,17 мм в диаметре; пищевод 0,13 мм длины. Кишечник имеет вздутия как с наружной, так и с внутренней стороны. Половые железы, как у *C. verrucosa*. Желточники располагаются от уровня середины длины матки до переднего края семенников. Яйца 0,013 × 0,014 мм. Половая бурса достигает 1,1 мм длины и 0,12 мм ширины. Половые отверстия открываются на расстоянии 0,07 мм позади кишечной бифуркации.

Литература: Скрябин, 1915.

Catatropis cygni Yamaguti, 1939

(Рис. 29)

Хозяева: малый лебедь (*Cygnus bewickii jankowskii* Alph.), пеганка (*Tadorna tadorna*).

Локализация: слепые кишки.

Место обнаружения: Япония.

Описание вида (по Ямагути, 1939). Тело удлиненное, суживающееся спереди, 3,3—6,25 мм длины; оно заострено на переднем конце и закруглено на заднем; максимальная ширина тела на уровне яичника, 0,65—1,3 мм. Вентральные железы расположены непрерывно в среднем ряду, а по бокам варьируют, 12—17 справа и 13—18 слева; боковые ряды желез заходят за средний ряд, начинаясь у уровня простатической части спереди и доходя до концов кишечных стволов сзади. Ротовая присоска расположена терминально; ее размеры 0,12—0,18 × 0,135—0,21 мм. Пищевод 0,075—0,2 мм длины. Кишечные стволы простые, достигают заднего конца тела. Семенники дольчатые, в особенности с наружных краев, их диаметры 0,65—0,9 × 0,2—0,5 мм. Наружный семенной пузырек, как всегда, извилистый. Половая бурса 0,93—1,95 × 0,11—0,19 мм; она немного вдается в среднюю треть тела. Внутренний семенной пузырек извилистый. Простатическая часть хорошо дифференцирована. Семяизвергательный канал внутри покрыт коническими бугорками, которые у некоторых представителей очень заметны, в особенности при выдвинутом циррусе, у некоторых экземпляров не заметны. Половое отверстие находится непосредственно позади кишечного разветвления. Яичник яйцевидный, более или менее лопастной, его диаметры 0,33—0,46 × 0,2—0,33 мм. Тельце Мелиса компактное, 0,13—0,27 × 0,18—0,31 мм. Лауреров канал открывается дорзо-медианно, как раз напротив тельца Мелиса. Маточный семяприемник имеется. Поперечных петель матки больше 20, обычно 24—26. Длина метратерма достигает около $^1/_3$ длины половой бурсы или короче; он снабжен хорошо развитыми продольными и круговыми мышцами. Яйца 0,019—0,021 мм длины и 0,012—0,014 мм ширины. Филаменты, длиною до 0,36 мм, имеются на каждом полюсе. Желточники фолликулярные, начинаются на некотором расстоянии позади середины длины тела. Экскреторное отверстие находится на уровне задних концов семенников.

Литература: Yamaguti, 1939, стр. 135—136, Yamaguti, 1941.

Catatropis filamentis Barker, 1915

Синоним: *Catatropis imbricata* Barker, 1915

(Рис. 30)

Хозяин: ондатра.

Локализация: кишечник.

Место обнаружения: США (Небраска).

Описание вида. Длина тела 2,2—3,3 мм при ширине 0,56—0,70 мм на уровне семенников. Передняя половина тела покрыта шипиками, расположенными косыми рядами. Пакеты желез расположены в три ряда в виде плоских сосочков на вентральной поверхности, по 12—13 пакетов в каждом ряду. Ротовая присоска достигает 0,066—0,092 мм длины и 0,079—0,099 мм ширины. Пищевод 0,106—0,132 мм длины. Кишечные ветви волнистые. Семенники состоят из 2—4 долей; они достигают 0,198—0,257 мм длины и 0,132—0,151 мм ширины. Яичник круглый или овальный,

28 29 30

28. *Catatropis charadrii* Skrjabin, 1915 (по Скрябину, 1915)
29. *Catatropis cygni* Yamaguti, 1939 (по Ямагути, 1941)
30. *Catatropis filamentis* Barker, 1915 (по Баркеру, 1915)

0,105—0,112 мм ширины и 0,132 мм длины; края его неровные. Овальное тельце Мелиса немного больше яичника и расположено впереди от него. Половая бурса простирается до начала второй трети длины тела. Метратерм прямой, мышечный, такой же длины, как и бурса. Желточники лежат кнаружи от кишечника, простираются от середины тела до семенников и состоят из 12—15 гроздей с каждой стороны. Яйца 0,020—0,022 мм длины и 0,011 мм ширины; на полюсах имеются филаменты длиною 0,084—0,098 мм каждый. Половое отверстие располагается медианно, позади развилка кишечника.

Литература: Barker, 1915, стр. 190—191; Harrah, 1922, стр. 54—55.

Catatropis gallinulae Johnston, 1928

(Рис. 31)

Хозяин: род — водяная курочка (*Gallinula tenebrosa* Gould.).
Локализация: слепые кишки.
Место обнаружения: Австралия (Аделаида).

Описание вида (по Джонстону, 1928). Длина тела 1,25—2,1 мм при ширине 0,65—1,1 мм на уровне середины задней половины тела. Кутикула вооружена мелкими шипиками. Вентральные кожные железы располагались сериями по 8—9 желез в латеральном продольном ряду, в области кишечных стволов; они не выступали наружу. Медианного ряда желез или соответственного гребня обнаружить не удалось. Терминальная ротовая присоска 0,18 × 0,20 мм в диаметре. Фаринкс отсутствует. Пищевод 0,18 мм длины. Кишечные стволы имеют слегка волнистое очертание, доходят до заднего конца тела. Слаболопастные семенники лежат за задними петлями матки, но не доходят до уровня слепых концов кишечника. Непосредственно впереди семенников располагаются желточники; они достигают 0,6 мм длины и доходят кпереди до уровня середины длины тела. Яичник почти круглой формы, 0,12—0,13 мм в диаметре, лежит интрацекально между семенниками. Непосредственно перед яичником лежит тельце Мелиса, поперечный диаметр которого достигает 0,12—0,13 мм. Половая бурса, 0,48—0,50 × 0,12—0,10 мм, удлиненно-грушевидной формы. Семенной пузырек лежит внутри бурсы; он извитой формы. Циррус в вытянутом состоянии достигает 0,43 мм длины при ширине 0,05—0,06 мм. Он покрыт многочисленными сравнительно крупными шипиками. Половое отверстие находится непосредственно позади бифуркации кишечника. Петли матки располагаются интрацекально, образуют 12—14 извивов, занимают протяжение около 0,8 мм в среднем поле тела паразита. Метратерм 0,30—0,40 мм длины, при ширине 0,06 мм, снабжен толстыми мышечными стенками. Яйца 0,020—0,023 мм длины при ширине 0,012 мм, не считая филаментов.

Литература: Johnston T., 1928, стр. 135—138.

Catatropis harwoodi Bullock, 1952

(Рис. 31а)

Хозяин: канадская казарка (*Branta canadensis*).
Локализация: кишечник и слепые кишки.
Место обнаружения: Северная Америка.

Описание вида (по Буллоку, 1952). Тело удлиненное, сильно сплюснутое дорзо-вентрально. Передний конец заостренный, а задняя

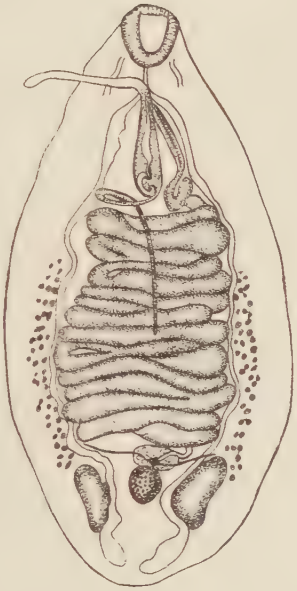
область тела закруглена. Латеральные края передней части тела выступают в вентральную сторону, обусловливая заметную вогнутость этой области. Длина зрелых экземпляров 2—3,5 мм при ширине 0,5—0,8 мм. Кутикула вентральной поверхности передней трети тела густо усеяна мелкими шипиками. Вентральные кутикулярные железы имеют характерное для рода *Catatropis* расположение. Медианный, вентральный железистый гребень тянется от уровня середины семенников до уровня, расположенного непосредственно позади половой бурсы. По обеим сторонам этого гребня тянется ряд из 7—9 мелких желез, начинающийся на уровне яичника и оканчивающийся непосредственно позади половой бурсы. Вследствие их мелкого размера, эти железы могли исследоваться лишь на серийных поперечных срезах. Более всего заметны те железы, которые лежат непосредственно впереди семенников.

Ротовая присоска сдвинута слегка субтерминально и достигает 0,11—0,15 мм в диаметре. Фаринкса нет; пищевод короткий, слегка извитой, длина его равна диаметру ротовой присоски. Кишечные стволы длинные, тонкие и так же, как у других представителей рода, изогнуты медиально, проходя между семенниками по бокам яичника.

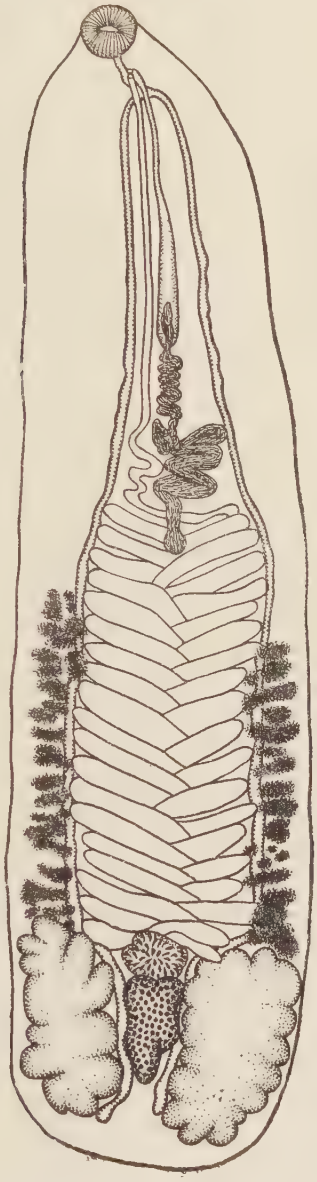
Овальные семенники расположены близ заднего конца тела и достигают 0,28—0,56 × 0,15—0,28 мм. Как латеральные, так и медиальные края семенников довольно резко лопастные, но форма и степень лопастности подвержена значительным вариациям. Vasa efferentia соединяются впереди тельца Мелиса в vas deferens, который тянется вперед по медиодорзальной линии. В области передних петель матки vas deferens расширяется и переходит в заметный сильно скрученный семенной пузырек. Отличительным признаком этого вида является то, что семенной пузырек лежит почти целиком вне половой бурсы, которая заключает в себе только короткую его переднюю часть. Половая бурса относительно маленькая, прямая и тонкая, 0,45—0,80 мм длины при ширине 0,035—0,056 мм.

Удлиненный яичник расположен в задней части тела, между семенниками, и отделен от них кишечными стволами; размеры его 0,13—0,24 × × 0,10—0,15 мм. У отдельных экземпляров яичник бывает в большей или меньшей степени лопастной, а в единичных случаях даже гладкий, овальный; у большинства экземпляров он бывает слабо или умеренно лопастной спереди, с одной или двумя, обычно неодинаковыми лопастями на заднем крае. Крупное, неправильной формы тельце Мелиса лежит непосредственно впереди яичника и достигает $^1/_3$—$^1/_2$ его размера. Желточники состоят из отдельных фолликулов, расположенных в латеральных участках тела, начиная от семенников и доходя до середины длины тела. Желточные протоки берут начало в задней области желточников и проходят медиально к тельцу Мелиса. Матка образует характерные для семейства правильные петли, число которых достигает 17—22; 7 или 9 из этих петель лежат впереди уровня желточников. Благодаря крупному размеру семенного пузырька, лежащего за пределами половой бурсы, петли матки никогда не доходят до последней. Метратерм имеет слабо развитые мышцы и отличается тем, что он длиннее половой бурсы, а его задний конец лежит в области семенного пузырька. Яйца, с длинными филаментами на полюсах, достигают 0,018—0,011 мм. Мужское и женское половое отверстие открываются раздельно: мужское отверстие находится на уровне середины пищевода, а женское непосредственно позади него. У некоторых экземпляров имеется намек на наличие полового синуса.

Литература: Bullock, 1952, стр. 372.



31



31a

31. *Catatropis gallinulae* Johnston, 1928 (по Джонстону, 1928)
31a. *Catatropis harwoodi* Bullock, 1952 (по Буллоку, 1952)

Catatropis hisikui Yamaguti, 1939

(Рис. 32)

Хозяин: гуменник (*Anser fabalis serrirostris* Swinh.)
Локализация: слепые кишки.
Место обнаружения: Япония.

Описание вида (по Ямагути, 1939). Тело имеет форму языка, длиной 2,4—7,0 мм при ширине 0,6—1,65 мм, заостренное спереди и закругленное сзади; на вентральной поверхности тело покрыто микроскопическими чешуйками, которые заметны только у хорошо сохранившихся индивидуумов, в особенности в передней части. Подкутикулярная мускулатура хорошо развита, состоит из трех слоев: наружного — кольцевого, среднего — продольного и внутреннего — диагонального. Вентральные железы почти слиты друг с другом в среднем ряду, а в каждом наружном ряду число их достигает 15—17. Ротовая присоска расположена терминально, с наклоном в вентральную сторону, и достигает 0,114—0,24 × × 0,12—0,28 мм. Пищевод 0,05—0,15 мм длины, кишечные стволы простые, обычно кончаются на уровне задних концов семенников. Семенники дольчатые, в особенности на наружном крае; их диаметры 0,35—1,25 × × 0,22—0,55 мм. Vasa efferentia соединяются несколько впереди тельца Мелиса, дорсально в отношении маточного семяприемника. Семенной пузырек сильно извитой, расположен не только снаружи, но также и внутри половой бурсы. Простатическая часть удлиненная, длиной до 0,45 мм при ширине 0,135 мм, окружена хорошо развитыми простатическими железами. Семяизвергательный канал снабжен мощными внутренними кольцевыми и наружными продольными мышцами, а внутри покрыт кутикулярными бугорками. Половые отверстия расположены непосредственно позади разветвления кишечника. Яичник ясно лопастной, 0,22—0 5 × × 0,15—0,35 мм. Тельце Мелиса овальное, достигает в диаметре 0,38 мм. Относительно широкий лауреров канал, соединяясь с яйцеводом поблизости его возникновения, идет вперед вдоль правого вентрального края тельца Мелиса и достигает переднего конца последнего, где он открывается на медианно-дорзальной поверхности тела. Матка начинается вблизи маточного семяприемника; она образует извилины и лежит частично в тельце Мелиса, а частично на его вентральной стороне. Затем она образует поперечные петли в количестве около 20. Метратерм хорошо развит; он немного длиннее половины длины половой бурсы. Яйца эллиптические, 0,023—0,026 мм длины и 0,011 —0,014 мм ширины, с филаментом до 0,08 мм длины на каждом полюсе. Желточники фолликулярные, начинаются на уровне середины длины тела. Желточный резервуар расположен медианно, будучи окружен тельцем Мелиса. Экскреторная система сетчатая; наружное экскреторное отверстие располагается на уровне задних концов семенников или немного более впереди.

Литература: Yamaguti, 1939, стр. 136—137.

Catatropis indicus Srivastava, 1935

Хозяин: банкивский петух (*Gallus bankiva murghi*)
Локализация; прямая кишка.
Место обнаружения: Индия.

Описание вида (по Лалю, 1939). Паразиты светлокоричневого цвета, 4,6 мм длины и 1,2 мм ширины. Дорзальная поверхность тела выпуклая, вентральная — вогнутая, с тремя продольными рядами желез,

не способных выпячиваться; железы в среднем ряду соприкасаются друг с другом, железы в боковых рядах располагаются раздельно; в каждом ряду имеется по 10—12 желез. Ротовая присоска 0,14—0,2 мм в диаметре; длина пищевода 0,2—0,26 мм; фаринкс отсутствует. Семенники с глубокими лопастями, достигают 0,75—0,99 × 0,02—0,3 мм и лежат снаружи от кишечных стволов. Семенной пузырек большой, лежит вне половой бурсы. Половая бурса имеет форму бутыли, 0,87—1,2 мм длины и 0,17—0,2 мм ширины; она содержит конусовидную простатическую часть, достигающую 0,35 × 0,09 мм, окруженную простатическими клетками. Половое отверстие лежит непосредственно позади ротовой присоски. Яичник лопастной, 0,26 × 0,35 мм, лежит между кишечными стволами, на одном уровне с семенниками и позади тельца Мелиса. Лауреров канал имеется. Семяприемник отсутствует. Желточники состоят из неправильной формы фолликулов. Маточный семяприемник имеется. Матка расположена поперечными петлями. Метратерм мышечный, такой же длины, как половая бурса. Яйца с тонкой оболочкой, с длинными полярными филаментами. Размер яиц без филаментов достигает 0,017—0,02 × 0,008—0,01 мм.

Этот вид характеризуется тем, что его половое отверстие сдвинуто далеко кпереди, располагаясь у заднего края ротовой присоски. Семенной пузырек у *Catatropis indicus* располагается целиком кнаружи от половой бурсы. На важность этого признака указывал Чатержи (Chatterji, 1936), который создал новый род *Ganada* в подсемействе *Lepodermatinae* на основании наличия внешнего семенного пузырька, кроме обычного внутреннего семенного пузырька. Благодаря специфичному расположению полового отверстия, отсутствию медианного гребня, несущего вентральные железы, и, наконец, в связи с отсутствием внутреннего семенного пузырька, Лаль склонен считать, что этот вид, после последующего, более детального его изучения, придется исключить из рода *Catatropis* и создать для него новый род.

Литература: Srivastava, 1935; Chatterji, 1936; Lal, 1939, стр. 124.

Catatropis liara Kossack, 1911

(Рис. 33)

Хозяин: фламинго (*Phoenicopterus roseus*).
Локализация: слепые кишки.
Место обнаружения: Африка.

Описание вида (по Коссаку, 1911). Длина тела 1,13—1,45 мм, при ширине 0,20—0,28 мм. Тело почти везде одинаковой ширины; концы закруглены. На вентральной поверхности лежат пакеты желез, как у *C. verrucosa*. Ротовая присоска 0,05—0,07 мм в диаметре. Пищевод 0,1—0,13 мм длины. Половые отверстия расположены позади кишечной бифуркации. Половая бурса 0,56—0,70 мм длины; ее задний конец заходит за уровень середины длины тела. Желточники слабо развиты, располагаются от переднего края семенников до середины пространства, занятого маткой. Косо-овальные семенники лежат на самом заднем конце тела и достигают 0,125—0,160 × 0,050—0,075 мм. Диаметры яичника — 0,075—0,1 × 0,050—0,065 мм. Первая левая петля матки всегда заполнена спермой. Размер яиц 0,018 × 0,010 мм; имеются длинные филаменты.

Литература: Kossack, 1911.

32

32. *Catatropis hisikui* Yamaguti, 1939 (по Ямагути, 1939)

33

33. *Catatropis liara* Kossack, 1911 (по Коссаку, 1911)

Catatropis orientalis Harshe, 1932

Хозяин: шилохвость (*Anas acuta* = *Dafila acuta*).

Локализация: слепые кишки.

Место обнаружения: Ирак.

Подробного описания этого вида мы дать не можем из-за отсутствия соответственной литературы.

Характерной особенностью этого вида является то, что медианный ряд вентральных желез представлен в виде одинарного прямого гребня, а латеральные ряды состоят из 7—8 пакетов желез с каждой стороны.

Харш, описавший этот вид, ничего не упоминает о способности желез выпячиваться. Поэтому вопрос о принадлежности этого гельминта к конкретному роду должен считаться открытым.

Литература: Harshe, 1932; Lal,1939, стр. 124.

Catatropis pacifera Noble, 1933

(Рис. 34)

Хозяева: лысухи (*Fulica atra atra, Fulica americana*), погоныш (*Porzana porzana*).

Локализация: слепые кишки.

Места обнаружения: Япония, Мексика, СССР.

Описание вида (по Ямагути, 1939). Тело овальное, длиною 2,0—3,25 мм при максимальной ширине 0,92—1,4 мм позади середины тела. Кутикула вооружена чрезвычайно маленькими шипиками, которые едва заметны даже в свежем состоянии. В дорзальной паренхиме, в особенности вблизи кишечных стволов, рассеяны пигментные клетки, содержащие желтовато-коричневые зернышки. Вентральные железы имеются в количестве 10—11 в каждом наружном ряду; определить их количество в среднем ряду невозможно. Длина пищевода 0,12—0,15 мм. Кишечные стволы оканчиваются приблизительно на полпути между семенниками и крайним задним концом тела. Семенники лопастные, в особенности наружный их край; они достигают 0,28—0,46 × 0,17—0,28 мм. Наружный семенной пузырек образует поперечную или косую петлю между правым кишечным стволом и задним кончиком половой бурсы; его средняя часть простирается назад до середины тела или слегка заходит за нее. Половая бурса булавовидная, 0,5—0,77 × 0,1—0,21 мм, укороченная, когда циррус выдвинут, содержит извилистый внутренний семенной пузырек, хорошо развитую простатическую часть и семяизвергательный канал, вооруженный зубчатыми шипиками. Половые отверстия расположены непосредственно позади разветвления кишечника. Яичник кругловатый, цельнокрайный, иногда слегка лопастной, 0,16—0,32 × 0,15—0,26 мм. Лауреров канал открывается дорзально непосредственно против тельца Мелиса. Имеется около 17 петель матки. Метратерм мощно мышечный, 0,2—0,55 мм длины. Яйца достигают 0,020—0,023 мм длины при ширине 0,009—0,011 мм, снабжены филаментом до 0,3 мм длины на каждом полюсе. Желточники начинаются на уровне середины тела или несколько впереди нее. Экскреторное отверстие находится между кишечными стволами, немного позади яичника.

Литература: Noble, 1933, стр. 353—356; Yamaguti, 1939, стр. 137—138; Гинецинская, 1952, стр. 68—69.

Catatropis pricei Harwood, 1939

(Рис. 35)

Хозяин: канадская казарка (*Branta canadensis*).
Локализация: кишечник.
Место обнаружения: Северная Америка (Теннесси).

Описание вида (по Гарвуду, 1939). Тело достигает 1,61—2,25 мм длины при ширине 0,6—0,76 мм. Кутикула вентральной поверхности густо усеяна чешуевидными шипиками длиною около 0,003 мм, на середине тела шипики кажутся маленькими зернышками, а на задних частях тела их нет совсем. Медианный гребень тянется приблизительно от заднего конца передней трети длины тела до заднего края яичника. В каждом из латеральных вентральных рядов имеется от 9 до 11 слабо развитых желез; задняя пара желез расположена несколько дистально по отношению к яичнику. Спереди большинство желез несколько не доходят до уровня расположения переднего края медио-вентрального киля. Ротовая присоска 0,1—0,11 мм в диаметре; длина пищевода около 0,07 мм. Слабо лопастной яичник 0,17—0,22 × 0,12—0,16 мм. Размер тельца Мелиса равен почти половине яичника. Желточники тянутся от уровня семенников до середины тела. Матка характеризуется наличием от 5 до 6 петель между передними желточными фолликулами и задним концом половой бурсы; метратерм 0,4—0,5 мм длины с очень плотными стенками. Длина метратерма превышает половину длины половой бурсы, но никогда не достигает больше $^2/_3$ его длины. Яйца 0,017—0,020 × 0,010—0,011 мм. Мужские и женские половые отверстия расположены отдельно, как то описал Однер (1905) для *C. verrucosa*. Мужское отверстие лежит сразу позади ротовой присоски; женское отверстие располагается на уровне середины пищевода. Половая бурса 0,65—0,9 мм длины, имеет плотные стенки. Размеры семенников 0,34—0,38 × 0,2—0,27 мм.

Этот вид очень походит на *Catatropis verrucosa*, от которого он отличается положением половых отверстий и относительной длиной половой бурсы и метратерма. У *Catatropis verrucosa* половые отверстия лежат вентрально на уровне кишечного разветвления, в то время как у хорошо растянутых экземпляров *C. pricei* они лежат впереди середины пищевода, хотя у некоторых сокращенных экземпляров они могут располагаться на уровне кишечного разветвления. Длина метратерма *C. verrucosa* значительно меньше, чем у *C. pricei*.

Литература: Harwood, 1939, стр. 340

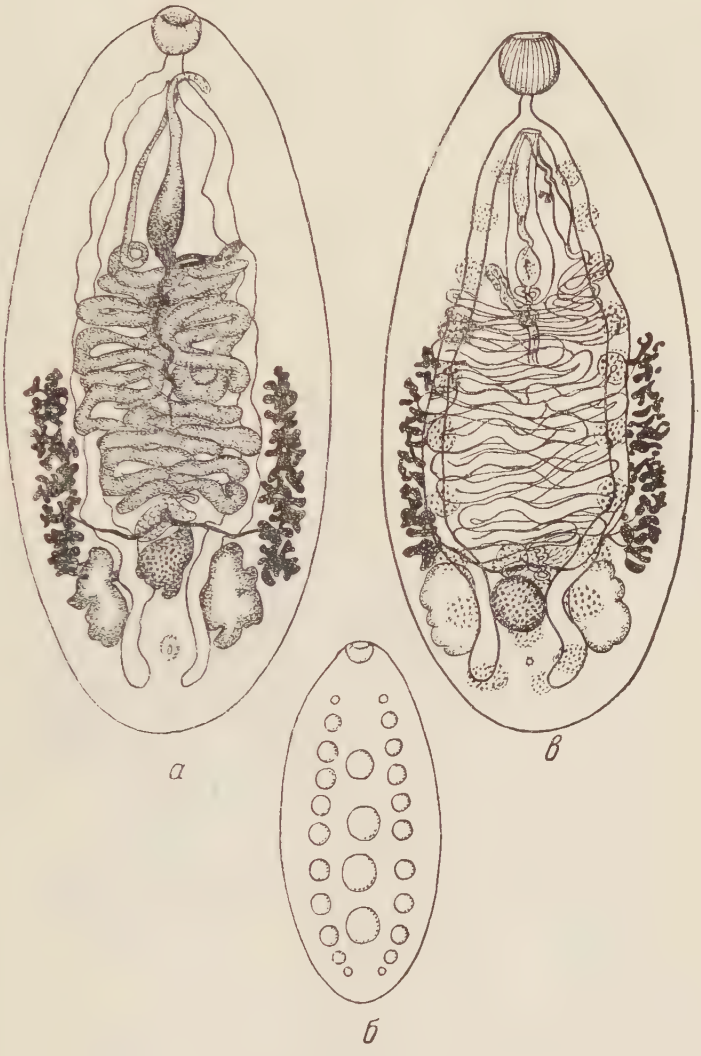
Род *Tristriata* Belopolskaia, 1953[1]

Диагноз рода

Мелкие *Notocotylinae*. На брюшной стороне имеются три выпуклых валика, сплошные или с перетяжками. Они занимают положение, обычное для кожных желез. Семенники и яичник занимают обычное положение для подсемейства *Notocotylinae*. Петли матки выходят за пределы кишечных ветвей. Циррус очень мощный и усажен шипами. Паразиты птиц.

Типичный вид: *Tristriata anatis* Belopolskaia, 1953.

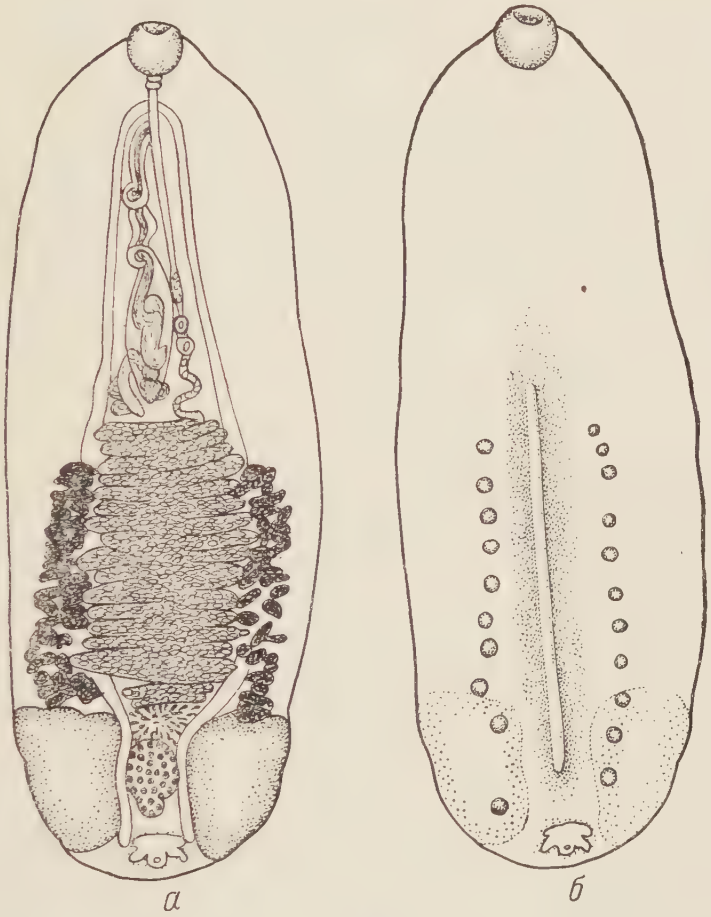
[1] Публикуется впервые.



34

34. *Catatropis pacifera* Noble, 1933

а— общий вид; *б* — расположение вентральных желез (по Ноблю, 1933); *в* — общий вид (по Ямагути, 1939)



35. *Catatropis pricei* Harwood, 1939 (по Гарвуду, 1939)
а — общий вид; *б* — расположение вентральных желез

Tristriata anatis Belopolskaia, 1953[1]

(Рис. 35а)

Хозяева: обыкновенный гоголь (*Clangula clangula*), каменушка (*Clangula histrionica*).

Локализация: слепые отростки кишечника.

Место обнаружения: СССР (Приморье, Судзухинский заповедник).

Описание вида (по Белопольской, 1953). Мелкие трематоды 1,5—2,7 мм длины, 0,79 мм ширины на уровне желточников. На брюшной стороне имеются три выпуклых валика, тянущихся от переднего до заднего конца тела. Кожных желез рассмотреть на тотальных препаратах не удается. Диаметр ротовой присоски 0,28 × 0,21 мм. Семенники лопастные, лежат симметрично. Семенной пузырек расположен вне половой бурсы. Циррус очень длинный, густо усажен шипами и часто выдвинут наружу. Слегка лопастной яичник находится между семенниками. Впереди яичника лежит тельце Мелиса. Протяженность желточника 0,28 мм. Петли матки выходят за кишечные ветви. Яйца многочисленные; их размер 0,028 × 0,014 мм; они снабжены филаментами.

Род *Hofmonostomum* Harwood, 1939

Диагноз рода

Notocotylinae. Тело продолговатое, ланцетовидное. Имеется слабо выраженный медианный вентральный железистый гребень; латеральные вентральные железы отсутствуют. Желточные фолликулы расположены латерально; они простираются до заднего края семенников. Паразиты кишечника водоплавающих птиц.

Типичный вид: *Hofmonostomum himantopodis* Harwood, 1939.

Род *Hofmonostomum* близко родственен роду *Catatropis*, от которого отличается расположением желточников и отсутствием латеральных рядов вентральных желез.

Hofmonostomum himantopodis Harwood, 1939

(Рис. 36)

Хозяин: ходулочник (*Himantopus mexicanus*).

Локализация: кишечник.

Место обнаружения: Северная Америка (Порто Рико).

Описание вида (по Гарвуду, 1939). Тело достигает 1,1—1,6 мм длины и 0,4 мм ширины. Кутикула передней части вентральной поверхности усеяна тонкими чешуеподобными шипиками. Имеется слабо развитой медианный вентральный железистый гребень; латеральные ряды желез отсутствуют. Диаметр ротовой присоски 0,06—0,085 мм; длина пищевода 0,1—0,11 мм. Яичник достигает 0,11—0,13 мм длины и 0,06—0,08 мм ширины. Тельце Мелиса типично для нотокотилин. Желточники располагаются от уровня середины длины тела, направляются вдоль латеральных краев семенников и доходят почти до заднего конца тела. В промежутке между самыми передними желточными фолликулами и задним концом половой бурсы располагаются три или четыре петли матки. Метратерм 0,3—0,36 мм длины; стенки его чрезвычайно толсты и мускулисты. Яйца 0,02 × 0,01 мм и имеют длинные филаменты на обоих полюсах. Половое отверстие располагается на расстоянии 0,17—0,28 мм от переднего конца

[1] Публикуется впервые

тела, позади кишечной бифуркации. Длина половой бурсы 0,34—0,73 мм; она несколько длиннее метратерма. Имеется наружный семенной пузырек. Длина семенников 0,2—0,24 мм при ширине 0,09—0,12 мм. Семенники глубоколопастные.

Hofmonostomum himantopodis является единственным представителем нотокотилин, у которого желточники заходят кзади за латеральные края семенников. У всех остальных родов нотокотилин эти железы не заходят за уровень передних краев семенников.

Литература: Harwood, 1939, стр. 338.

Род *Paramonostomum* Lühe, 1909

Историческая справка

Род *Paramonostomum* был создан Люэ (1909) для *Monostomum alveatum* Mehlis, 1876. Основным признаком этого рода является полное отсутствие вентральных кожных желез, имеющихся у остальных представителей подсемейства *Notocotylinae*. Баркер (1916) усумнился в законности этого рода, считая отсутствие вентральных желез недостаточным родовым признаком. В то же самое время Баркер признает самостоятельность рода *Catatropis*, характерным признаком которого является отсутствие способности кожных вентральных желез выпячиваться так, как это имеет место у представителей рода *Notocotylus*.

Лаль (1936) считает, что первый из этих признаков, т. е. полное отсутствие вентральных желез, дает больше оснований для создания нового рода, чем отсутствие способности кожных желез к выпячиванию, и присоединяется к Харра и другим авторам, признающим законность рода *Paramonostomum*.

До 1936 года род *Paramonostomum* включал следующие восемь видов: *P. alveatum* (Mehlis, 1846); *P. pseudalveatum* Price, 1931; *P. ionorne* Travassos, 1921; *P. elongatum* Yamaguti, 1934; *P. parvum* Stunkard et Dunhue, 1931; *P. microstomum* Moghe, 1932; *P. bucephalae* Yamaguti, 1935; *P. echinum* Harrah, 1922.

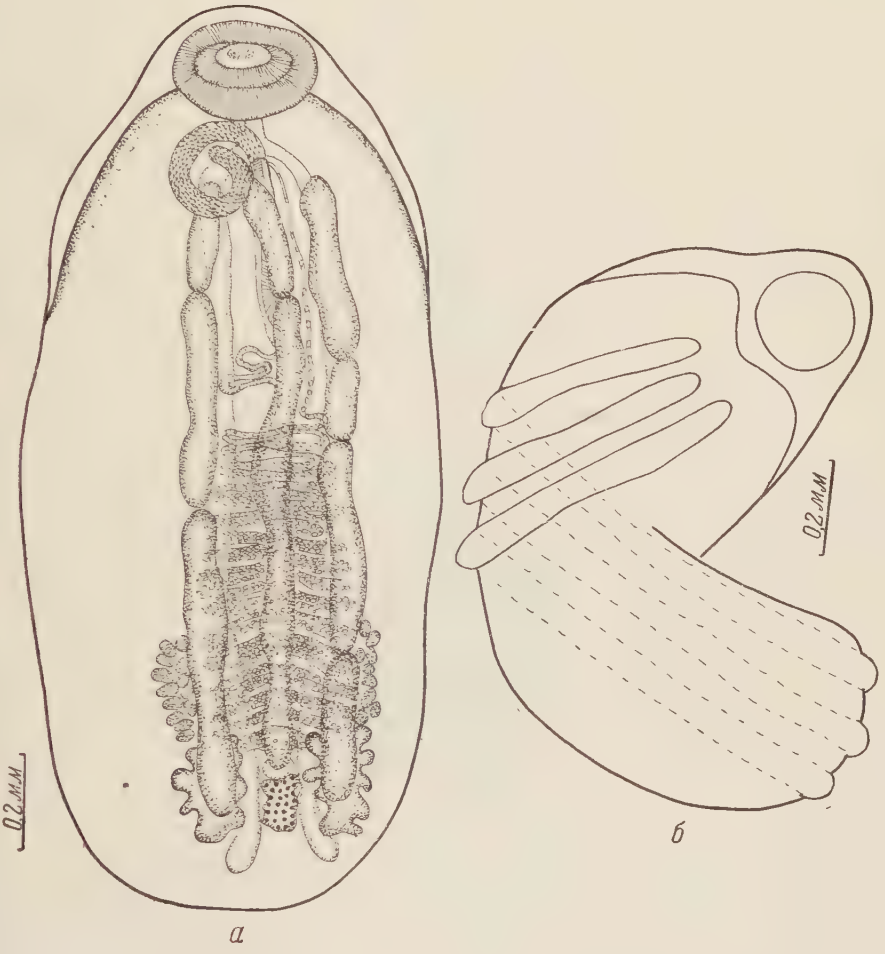
Лаль (1936) обратил внимание на тот факт, что одна часть видов рода *Paramonostomum* характеризуется положением полового отверстия впереди развилка кишечника, а у других видов половое отверстие локализуется позади кишечной бифуркации. Это обстоятельство заставило Лаля расчленить род *Paramonostomum* на два рода по аналогии с тем, как он это сделал в отношении рода *Notocotylus*.

Поскольку у типичного вида *P. alveatum* рода *Paramonostomum* половое отверстие располагается впереди развилка кишечника, то, по мнению Лаля, в этот род могут входить только те виды, которые по комплексу своих признаков, к которым относится и положение полового отверстия, сходны с типичным видом. Таких видов оказалось четыре: *P. alveatum*, *P. pseudalveatum* и два вида, описанных Лалем в 1936 году: *P. querquedulum* и *P. casarcum*.

Остальные виды с половым отверстием, расположенным позади кишечного развилка, Лаль выделяет в самостоятельный новый род *Neoparamonostomum* Lal, 1936.

Гарвуд (1939) совершенно справедливо не согласился с мнением Лаля о подразделении *Paramonostomum* на два рода и снова объединил все виды этих двух родов в один род *Paramonostomum*.

Мы признаем только род *Paramonostomum*, в который включены 10 описанных до настоящего времени видов.



35а

35а. ***Tristriata anatis*** Belopolskaia, 1953 (по Белопольской, 1953)
а — общий вид; *б* — расположение кутикулярных валиков

36

36. *Hofmonostomum himantopodis* Harwood, 1939
(по Гарвуду, 1939)

Диагноз рода *Paramonostomum*

Notocotylinae, у которых вентральные кожные железы полностью отсутствуют. Фаринкса нет; кишечные стволы доходят почти до заднего конца тела.

Семенники лопастные или цельнокрайные, расположены экстрацекально в задней части тела. Часть семенного пузырька заключена в половую бурсу. Яичник лежит между семенниками; тельце Мелиса впереди яичника. Петли матки обычно ограничены интрацекальной областью позади половой бурсы. Семяприемника нет.

Половое отверстие располагается позади ротовой присоски, либо впереди развилка кишечника, либо позади последнего. Желточники никогда не оканчиваются позади середины тела. Яйца с филаментами на обоих полюсах.

Типичный вид: *Paramonostomum alveatum* (Mehlis, 1846).

Таблица для определения видов рода *Paramonostomum* Lühe, 1909

1(8). Половое отверстие располагается впереди развилка кишечника.
2(5). Петель матки немного, не более 6—8.
3(4). Желточники доходят до середины длины тела . . . . . *P. alveatum* (Mehlis, 1846).
4(3). Желточники доходят до $^2/_3$ длины тела . . . . . *P. pseudalveatum* Price, 1931.
5(2). Петель матки много, свыше 15.
6(7). Половое отверстие у основания ротовой присоски; кишечные стволы с небольшими выростами на переднем конце . . . . . *P. querquedulum* Lal, 1936.
7(6). Половое отверстие позади ротовой присоски; кишечные стволы без выростов . . . . . *P. casarcum* Lal, 1936.
8(1). Половое отверстие находится позади кишечного развилка.
9(10). Длина тела почти равна его ширине; тело достигает 0,5 мм длины . . . . . *P. parvum* Stunkard et Dunhue, 1931.
10(9). Длина тела значительно превышает его ширину.
11(12). Кишечные стволы с короткими наружными и внутренними дивертикулами . . . . . *P. echinum* Harrah, 1922.
12(11). Кишечные стволы лишены дивертикулов.
13(16). Желточники достигают уровня дна половой бурсы.
14(15). Яичник глубоколопастной, достигает 0,33 × 0,35 мм. Длина тела 3,2 мм. Семенники 0,5—0,52 × 0,21 мм. . . . . *P. ionorne* Travassos, 1921.
15(14). Яичник слегка лопастной, достигает 0,06–0,1 мм в диаметре. Длина тела 0,5—0,9 мм. Семенники 0,10—0,16 × 0,06—0,12 мм. . . . . *P. brantae* Bullock, 1952.
16(13). Желточники не достигают уровня основания половой бурсы.
17(18). Метратерм одинаковой длины с половой бурсой . . . . . *P. microstomum* Moghe, 1932.
18(17). Метратерм короче половой бурсы.
19(20). Циррус покрыт бугорками . . . *P. bucephalae* Yamaguti, 1935.
20(19). Циррус гладкий, без бугорков . . . *P. elongatum* Yamaguti, 1934.

Paramonostomum alveatum (Mehlis, 1846)

(Рис. 37)

Хозяева: дикие утки, гуси и лебеди.
Локализация: кишечник.
Место обнаружения: Германия.

Описание вида. Длина тела 0,78—0,9 мм при максимальной ширине 0,5—0,56 мм. Брюшная поверхность кутикулы усеяна мелкими шипиками. Кутикулярных групп желез (наподобие таковых у остальных родов *Notocotylidae*) нет. Коссак их не обнаружил при изучении серий срезов. Субтерминально расположенная присоска 0,059—0,115 мм. Короткий, несколько извитой пищевод ведет к развилку кишечника. Задние концы кишечника, загибаясь возле семенников, почти достигают заднего конца тела. Половая бурса (0,24 × 0,18 мм) не особенно сильно мышечная и заключает в своей задней части совершенно неизвитой семенной пузырек. Бо́льшая часть семенного пузырька располагается вне половой бурсы. Семяизвергательный канал и простатическая часть довольно короткие. Метратерм состоит из круговых мышечных волокон, причем длина его равна $^2/_3$ длины половой бурсы. Половое отверстие находится вентрально от развилка кишечника. Желточники располагаются по обе стороны тела, кнаружи от кишечных стволов, занимая собою среднюю треть длины тела; иногда своими задними краями желточники достигают семенников. Положение половых желез — как и у других *Notocotylinae*. Семенники достигают 0,118—0,147 мм длины. Яичник характеризуется своей лапчатой, почти розетковидной формой, причем диаметр яичника достигает 0,084—0,167 мм. Непосредственно впереди яичника располагается тельце Мелиса. Матка состоит из регулярно чередующихся петель, которые проходят от половых желез до заднего края половой бурсы, переходя за границу внутренних краев кишечных стволов. Последний извив матки, в наиболее характерных случаях, имеет форму полумесяца и огибает половую бурсу и семенной пузырек. Яйца слабо окрашенные, 0,0215 мм длины и 0,0106 мм ширины. Молодые яйца без филаментов, по мере же созревания на обоих полюсах развиваются филаменты, достигающие 0,055 мм длины.

Литература: Lühe, 1909; Kossack, 1911; Lal, 1936.

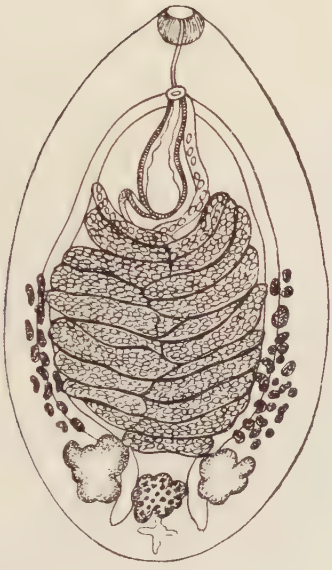
Paramonostomum brantae Bullock, 1952

(Рис. 37а)

Хозяин: канадская казарка (*Branta canadensis*).
Локализация: кишечник и слепые кишки.
Место обнаружения: Северная Америка.

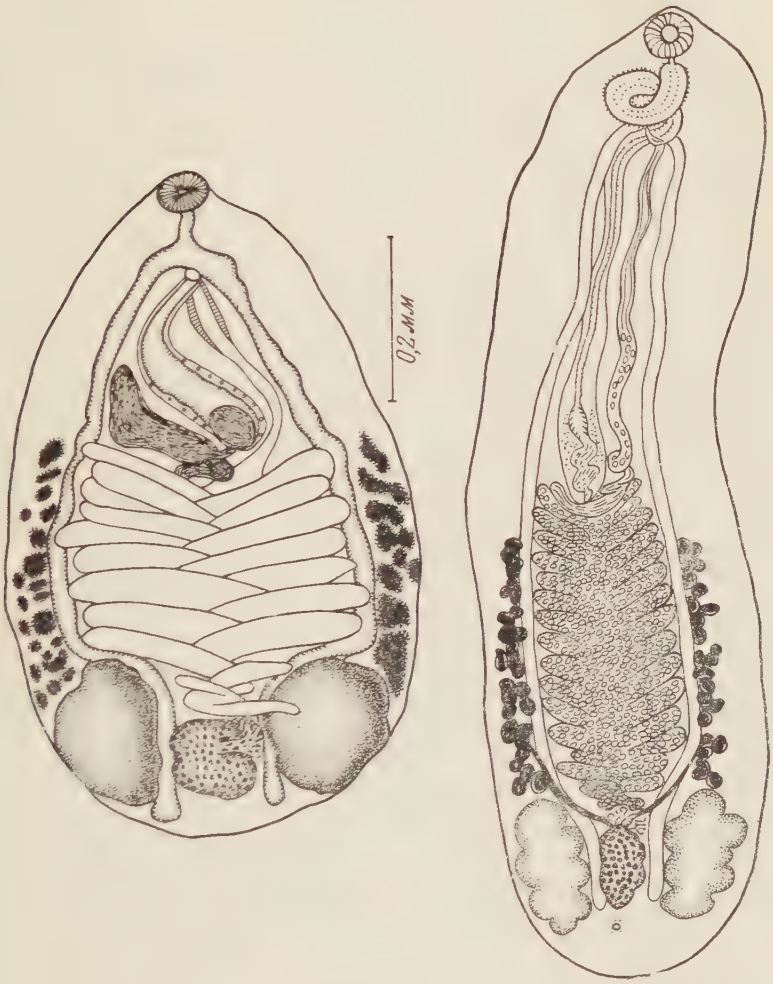
Описание вида (по Буллоку, 1952). Тело сильно сплюснуто в дорзо-вентральном направлении, причем вентральная поверхность вогнута. Длина тела 0,5—0,9 мм при ширине 0,3—0,5 мм. Передний конец слегка заострен, а задний закруглен. Никаких признаков шипов на кутикуле и каких бы то ни было вентральных желез не обнаружено.

Ротовая присоска сдвинута слегка субтерминально и достигает 0,036—0,056 мм в диаметре. Фаринкса нет, пищевод короткий, широкий, слегка извитой, длиною 0,04—0,05 мм. Кишечные стволы длинные, тянутся вдоль боков тела. В задней части тела они заворачивают медиально, огибают передний край семенников, проходят между семенниками и яичником, оканчиваясь близ заднего конца тела.



37

37. *Paramonostomum alveatum* (Mehlis, 1846)
(по Мюлингу, 1898)



37a

37а. *Paramonostomum brantae* Bullock, 1952 (по Буллоку, 1952)

Широкие, овальные семенники 0,10—0,16 × 0,06—0,12 мм. Медиальные и латеральные их края слегка лопастные, причем в различной степени у отдельных экземпляров. В некоторых случаях оба семенника у одного и того же экземпляра были в различной степени лопастными. Vasa efferentia соединяются непосредственно впереди тельца Мелиса, образуя vas deferens, который тянется вперед по медио-дорзальной линии. Половая бурса несколько изогнута, чрезвычайно крупная; длина ее 0,12—0,25 мм при максимальной ширине 0,040—0,070 мм. Крупная простатическая часть представляет собой основную массу мужских половых путей в половой бурсе. Маленький передний отрезок семенного пузырька лежит в задней части половой бурсы, тогда как больший, сильно свернутый, отрезок помещается кнаружи от нее. Обычно он слегка выступает вперед, вдоль половой бурсы, после чего соединяется с vas deferens дорсально от передних петель матки. Половое отверстие расположено непосредственно позади развилка кишечника.

Круглый, слегка лопастной яичник лежит между семенниками. Задний край яичника может лежать на одном уровне с задним краем семенников; иногда он лежит либо слегка позади или впереди него. Диаметр яичника 0,06—0,10 мм; если он не шаровидный, то обычно ширина его превышает длину. Оба семенника обычно бывают в одинаковой степени лопастными. Крупное тельце Мелиса достигает приблизительно половины размера яичника; оно лежит непосредственно впереди яичника и слегка слева от него. Желточники состоят из отдельных, довольно крупных фолликулов и тянутся от переднего края семенников до середины тела; они целиком лежат между кишечными стволами, причем обычно справа они заходят несколько дальше вперед, чем слева. Благодаря крупному размеру половой бурсы передние фолликулы желточников обычно достигают ее уровня, даже если они заходят лишь незначительно дальше середины тела. Желточные протоки идут медиально, выйдя из задней области желточников, и соединяются в общем желточном резервуаре у переднего конца тельца Мелиса. Матка образует характерные для данного семейства правильные, плотно налегающие друг на друга петли, причем иногда каждая петля матки отчетливо различима, а в других случаях петли настолько плотно между собой сдавлены, что подсчет их представляется затруднительным. Вообще же число петель матки достигает 8—11, чаще всего 9—10. Эти петли занимают пространство от тельца Мелиса до основания половой бурсы, которое у этого вида приходится почти точно на середине длины тела. Яйца с длинными филаментами на полюсах: их размер 0,015—0,019 × 0,009—0,012 мм (без филаментов).

Литература: Bullock, 1952, стр. 373—374.

Paramonostomum bucephalae Yamaguti, 1935

(Рис. 38)

Хозяева: пеганка (*Tadorna tadorna*), широконоска (*Anas* = *Spatula clypeata*), морская чернеть (*Nyroca marila mariloides*).

Локализация: слепые кишки.

Место обнаружения: Япония.

Описание вида (по Ямагути, 1939). Размер тела достигает 1,9—4,5 × 0,5—1,08 мм. Ротовая присоска 0,078—0,111 × 0,09—0,138 мм. Длина пищевода 0,1—0,12 мм. Размеры семенников 0,25—0,7 × 0,15—0,4 мм, половой бурсы 0,65—1,68 × 0,06—0,16 мм, яичника 0,16—0,32 ×

× 0,13—0,25 мм. Диаметр тельца Мелиса 0,1—0,225 мм. Размер живых яиц 0,018—0,021 × 0,010—0,013 мм.

Экземпляры от широконоски достигали следующих размеров: тело 2,5—3,5 × 0,6—1,0 мм. Диаметр ротовой присоски 0,084—0,15 × 0,105—0,175 мм. Длина пищевода 0,09—0,185 мм. Семенники 0,4—0,55 × × 0,2—0,24 мм в диаметре. Размер половой бурсы 0,7—1,375 × 0,084—0,15 мм; яичника 0,2—0,25 × 0,16—0,3 мм. Живые яйца 0,019—0,022 × × 0,01—0,011 мм.

Единственный экземпляр от *Nyroca marila mariloides* достигал следующих размеров: тело 1,875 × 0,4 мм, ротовая присоска 0,066 × 0,075 мм, семенники 0,225 × 0,17 мм, половая бурса 0,75 × 0,84 мм, яичник 0,12 × × 0,1 мм. Живые яйца 0,020—0,021 × 0,010 -0,012 мм, длина филамента до 0,35 мм.

Литература: Yamaguti, 1935, стр. 163—165; Yamaguti, 1939, стр. 38.

Paramonostomum casarcum Lal, 1936

(Рис. 39)

Хозяин: казарка (*Casarca rutila*).

Локализация: слепые кишки.

Место обнаружения: Индия.

Описание вида (по Лалю, 1936). Длина тела 3,8 мм при ширине 0,35 мм. Тело совершенно плоское; передний конец уже заднего. Ротовая присоска, расположенная на переднем конце тела вентрально, достигает 0,14 × 0,1 мм. Длина пищевода 0,14 мм. Кишечные стволы оканчиваются на небольшом расстоянии от заднего конца тела. Экскреторное отверстие лежит на середине расстояния между яичником и задним концом тела и представлено маленькой щелью между задними лопастями семенников. Семенники с глубоко изрезанными наружными краями; они разного размера: правый 0,8 × 0,15 мм, а левый 0,76 × 0,175 мм. Vasa efferentia, выйдя из семенников, соединяются спереди в семенном пузырьке. Внутренний семенной пузырек занимает основание половой бурсы, которая имеет трубчатую форму с расширенным основанием; длина бурсы 0,91 мм. Половое отверстие находится на уровне заднего края ротовой присоски. Циррус длинный, мышечный. Имеется простатическая часть и простатические железы.

Яичник резко лопастной формы, 0,38 × 0,22 мм. Впереди яичника лежит оотип. Тельце Мелиса состоит из мелких железистых клеток, занимающих обширный участок в области оотипа. Желточники в виде отдельных фолликулов занимают обычное место от переднего края семенников до середины тела или несколько дальше вперед. Их горизонтальные протоки соединяются в области оотипа в желточном резервуаре, который выходит в оотип. Матка отходит от переднего края оотипа справа и идет, описывая петли, в переднем направлении; наконец, она образует метратерм, который идет параллельно половой бурсе к половому отверстию. Яйца достигают 0,015 × 0,01 мм, не считая филаментов, которые имеются на обоих полюсах; оболочка яиц тонкая.

Этот вид отличается от *P. alveatum* и *P. pseudalveatum* глубокими лопастями семенников, протяженностью желточников и большим количеством петель матки. От *P. querquedulum* настоящий вид отличается тем, что половое отверстие сдвинуто дальше вперед, тело относительно уже, а яйца мельче.

Литература: Lal, 1936, стр. 27—29.

38

38. *Paramonostomum bucephalae* Yamaguti, 1935
(по Ямагути, 1935)

Paramonostomum echinum Harrah, 1922

(Рис. 39а)

Хозяин: ондатра (*Fiber zibethicus*).

Локализация: кишечник.

Место обнаружения: США (Колорадо).

Описание вида (по Харра, 1922). Тонкие черви 1—2,5 мм длины при максимальной ширине 0,6—0,7 мм у начала задней трети тела. Вентральная поверхность покрыта шипами длиною в 0,005 мм. Ротовая присоска лежит терминально, имеет сферическую форму, достигает 0,102—0,125 мм в диаметре; пищевод короткий; кишечные ветви снабжены короткими внутренними и наружными дивертикулами. Половые отверстия расположены сейчас же позади кишечного развилка. Половая бурса заходит во вторую треть длины тела. Длина метратерма равна половине длины бурсы. Семенники состоят из четырех лопастей; они расположены кнаружи от кишечника, на одном уровне в заднем конце тела. Яичник находится между семенниками и отделен от последних кишечными ветвями. Яичник состоит из трех или четырех лопастей, обычно удлинен продольно. Матка располагается поперечными петлями между кишечными стволами и простирается от уровня женских половых желез до заднего конца бурсы, в начале второй трети длины тела. Желточники лежат латерально от кишечных стволов и располагаются от уровня семенников до середины пространства, занятого петлями матки. Яйца 0,020 мм длины и вдвое меньшей ширины, с длинными филаментами на полюсах.

Литература: Harrah, 1922, стр. 55—56.

Paramonostomum elongatum Yamaguti, 1934

(Рис. 40)

Хозяева: лебеди (*Cygnus = Olor bewicki jankowskii, O. cygnus*).

Локализация: слепые кишки.

Место обнаружения: Корея.

Описание вида (по Ямагути, 1934). Тело плоское, довольно однородной ширины, тупо заостренное спереди, закругленное сзади. Кутикула не несет ни чешуек, ни шипов. На вентральной поверхности тела нет никаких признаков железистых пакетов, какие имеются у *Notocotylus*. Длина типичного экземпляра достигает 4 мм при ширине 0,81 мм. Ротовая присоска почти терминальная, диаметром 0,1 мм. Пищевод узкий, длиною 0,13 мм. Кишечные стволы простые, тонкие, оканчиваются непосредственно позади яичника.

Семенники лежат латерально; они лопастные, удлиненные, 0,63 × × 0,26 мм, расположены симметрично, кнаружи от кишечных стволов, возле заднего конца тела. Трубчатый и скрученный наружный семенной пузырек лежит непосредственно позади удлиненной колбовидной половой бурсы, достигающей 1,65 × 0,15 мм и тянущейся почти до середины длины тела. Спирально изогнутый внутренний семенной пузырек занимает основание половой бурсы. Колбовидная простатическая часть окружена многочисленными простатическими клетками. Длинный, выпячивающийся циррус не имеет хитиновых бугорков и открывается вместе с метратермом непосредственно позади бифуркации кишечника.

Яичник овальный, с неравномерными вдавлениями, расположен медианно между семенниками; размер его 0,27 × 0,18 мм. Тельце Мелиса обычного нотокотилидного типа лежит непосредственно перед яичником.

Поперечные петли матки занимают все пространство между кишечными стволами от тельца Мелиса до половой бурсы. Метратерм несколько короче половой бурсы, со слегка веретеновидной задней частью, окруженной многочисленными клетками. Яйца мелкие, овальные, 0,022—0,023 × × 0,012—0,013 мм, снабжены двумя филаментами на полюсах, из которых более длинный достигает около 0,3 мм. Лопастные желточники начинаются в задней половине средней трети тела и оканчиваются у переднего края семенников.

Экскреторное отверстие располагается на дорзальной поверхности тела, на середине расстояния между яичником и задним концом тела; оно снабжено выступами, несущими шипы. Строение экскреторной системы точно не изучено.

Половая бурса всегда тянется приблизительно до уровня середины тела, не заходя дальше нее. Желточники иногда начинаются сейчас же сзади середины тела, но обычно сдвинуты дальше назад.

Ниже приведены размеры самого крупного и самого мелкого из обследованных Ямагути экземпляров. Тело 2,3—6,9 × 0,5—0,88 мм; ротовая присоска 0,075—0,18 × 0,08—0,188 мм; яичник 0,2—0,41 × × 0,12—0,25 мм; семенники 0,4—0,88 × 0,15—0,35 мм.

Стенкэрд и Дуниу (Stunkard a. Dunihue, 1931) указывают, что *P. echinum* Harrah можно рассматривать, как тип нового рода, или же так расширить рамки *Notocotylus*, чтобы включить его, но Ямагути считает более правильным изменить оригинальный диагноз *Paramonostomum* с целью включить в этот род не только вид, описанный Харра, но и описанный Моге (Moghe) и Ямагути. Моге указывает, что тельце Мелиса лежит у *P. microstomum* позади яичника, что, несомненно, является ошибкой.

Литература: Yamaguti, 1934, стр. 361—363.

Paramonostomum ionorne Travassos, 1921

(Рис. 41)

Хозяева: птицы — *Ionornis martinica, Limnopardalis rythirrhynchus, Parra jacana, Chionis alba.*

Локализация: слепые кишки.

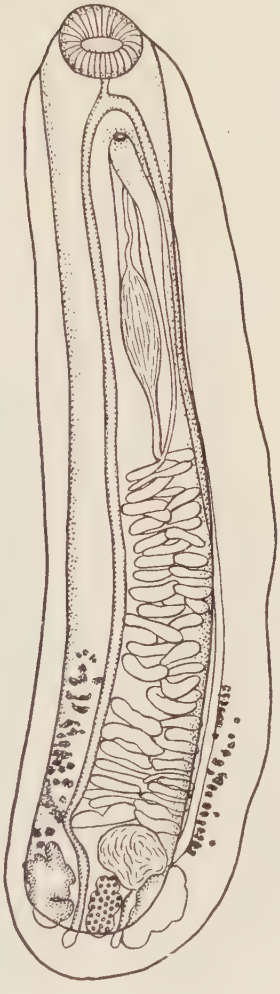
Место обнаружения: Бразилия.

Описание вида (по Травассосу, 1921). Тело 3,2 мм длины при ширине 1,5 мм. Поверхность кутикулы гладкая; тело суживается слегка в передней своей части. Ротовая присоска 0,21 мм в диаметре. Фаринкс и пищевод отсутствуют. Кишечные стволы доходят до заднего конца тела. Половая бурса 0,61 мм длины, содержит циррус без шипов и небольшой семенной пузырек.

Семенники удлиненные, резко лопастные, длиною 0,50—0,52 мм при ширине 0,21 мм. Яичник глубоколопастной, 0,33—0,35 мм, располагается медианно в промежутке между семенниками, отделяясь от последних концевыми отделами кишечных стволов. Матка состоит из восходящего ствола, состоящего из многочисленных поперечно расположенных петель. Мышечный метратерм достигает 0,49 мм, окружен многочисленными железами. Желточники простираются от дна половой бурсы до передних краев семенников. Размер яиц 0,019 × 0,012 мм.

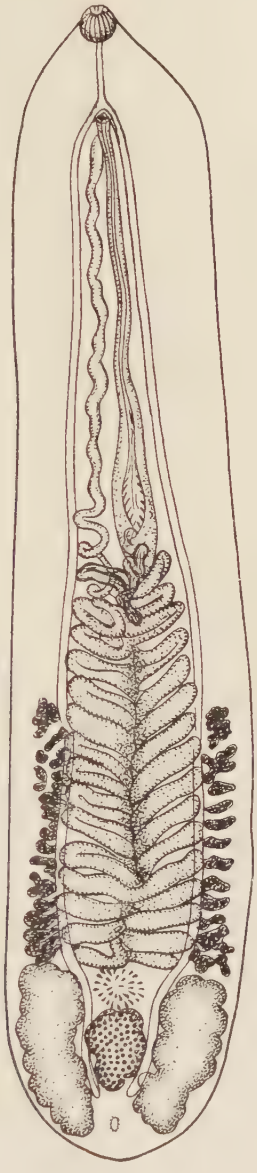
Литература: Travassos, 1921, стр. 179.

39



39a

39. *Paramonostomum casarcum* Lal, 1936 (по Лалю, 1936)
39a. *Paramonostomum echinum* Harrah, 1922 (по Харра, 1922)



40

40. *Paramonostomum elongatum* Yamaguti, 1934
(по Ямагути, 1934)

Paramonostomum microstomum Moghe, 1932

(Рис. 42)

Хозяин: турухтан (*Philomechus pugnax* Gray).

Локализация: тонкие кишки (задняя часть).

Место обнаружения: Индия.

Описание вида (по Моге, 1932). Тело 1,348—1,624 мм длины и 0,375—0,409 мм максимальной ширины (впереди семенников). Ротовая присоска 0,063 мм в диаметре. Пищевод короткий. Семенники лежат кнаружи от кишечных стволов, удлиненные, дольчатые, 0,13—0,15 мм длины. Половая бурса находится в передней половине тела, 0,413 мм длины, включает семенной пузырек. Половые отверстия находятся тотчас позади кишечной бифуркации. Яичник эллиптической формы. Матка образует 13—15 извивов и занимает более половины длины тела. Метратерм тянется вдоль половой бурсы; он почти такой же длины, как последняя. Желточники простираются от середины протяжения матки до переднего края семенников. Яйца с длинными филаментами; длина их 0,051 мм (не считая филаментов).

Литература: Moghe, 1932, стр. 56—58.

Paramonostomum parvum Stunkard et Dunihue, 1931

(Рис. 43)

Хозяева: домашняя утка и птицы — *Chen caerulea*, *Glaucionetta clangula americana*.

Локализация: кишечник.

Место обнаружения: Северная Америка.

Описание вида (по Стенкэрду и Дуниу, 1931). Мелкие трематоды, 0,250—0,500 мм длины и 0,200—0,350 мм ширины. Ротовая присоска 0,035—0,046 мм в диаметре. Пищевод короткий; фаринкс отсутствует. Кишечные ветви простираются до заднего конца тела. Семенники лежат в задней части тела, по бокам от кишечных ветвей. Яичник располагается медианно, тоже в задней части тела, между семенниками. Латерально расположенные желточники начинаются на уровне семенного пузырька и простираются до переднего края семенников. Яйца 0,021—0,024 мм длины и 0,011—0,013 мм ширины, снабжены длинными филаментами.

Литература: Stunkard et Dunihue, 1931, стр. 50—58.

Paramonostomum pseudalveatum Price, 1931

(Рис. 44)

Хозяева: ондатра (*Ondatra zibethica*), канадская казарка (*Branta canadensis*)

Локализация: толстая кишка.

Место обнаружения: США.

Описание вида (по Прайсу, 1931). Тело 0,387—0,496 мм длины и 0,310—0,341 мм ширины; дорзальная поверхность выпуклая, вентральная — вогнутая. Кутикула гладкая. Ротовая присоска 0,038—0,052 мм в диаметре, пищевод 0,010—0,015 мм длины; кишечные стволы простые, проходят между семенниками. Семенники овальные 0,113—0,120 × 0,053—0,057 мм, со слегка волнистыми краями. Семенной пузырек лежит свободно у основания половой бурсы, вправо от срединной линии. Бурса грушевидная, 0,074 × 0,097—0,060 мм (у основания); циррус

невооружен. Половые отверстия находятся у заднего края ротовой присоски. Яичник неправильного очертания, 0,075—0,090 × 0,067—0,057 мм. Тельце Мелиса лежит впереди яичника. Матка идет правильными поперечными петлями и оканчивается слабо развитым метратермом, достигающим половины длины бурсы. Желточники находятся кнаружи от кишечника и простираются от переднего края семенников до уровня основания половой бурсы. Яйца слегка асимметричны, 0,018—0,020 мм длины, с филаментами на полюсах.

Литература: Price, 1931, стр. 9—10.

Paramonostomum querquedulum Lal, 1936

(Рис. 45)

Хозяин: чирок-трескунок (*Anas querquedula* = *Querquedula circia*).

Локализация: слепые кишки.

Место обнаружения: Индия.

Описание вида (по Лалю, 1936). Длина тела 3,398 мм при максимальной ширине 1,11 мм в средней части тела, позади половой бурсы.

Ротовая присоска субвентральная, 0,17 × 0,12 мм; пищевод 0,165 мм длины. Кишечные стволы немного не доходят до заднего конца тела, а в проксимальной части их наружные края образуют небольшие, неправильные выступы.

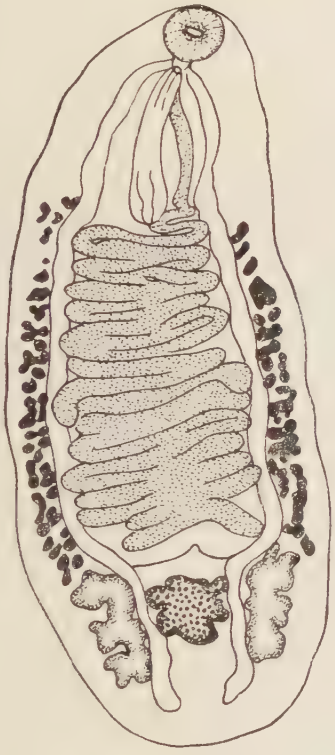
Экскреторная система обычного типа, экскреторное отверстие находится на заднем конце тела, позади яичника.

Два семенника расположены экстрацекально и имеют глубоко изрезанные наружные края. Левый семенник немного больше правого, достигая 0,74 × 0,235 мм, тогда как правый — лишь 0,66 × 0,24 мм. Vasa efferentia соединяются медианно в семенном пузырьке, проксимальная часть которого составляет наружный семенной пузырек, а дистальная его часть, или внутренний семенной пузырек, заключена в половой бурсе. Половая бурса грушевидная, с длинной шейкой, 0,93 мм длины. В ней заключен длинный, но слабый циррус и несколько простатических железистых клеток у основания шейки.

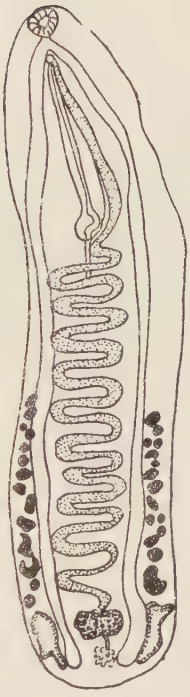
Яичник 0,265 × 0,22 мм; он в большей или меньшей степени раздвоен в задней своей части. Расположенный впереди яичника оотип принимает в себя протоки желточных желез. Клетки, составляющие тельце Мелиса, окружают оотип и желточный резервуар. Желточники состоят из отдельных фолликулов, расположенных преимущественно экстрацекально, и занимают среднюю область тела паразита. Два горизонтальных желточных протока соединяются в области оотипа, образуя желточный резервуар. Матка отходит от левой стороны оотипа, идет, описывая многочисленные петли, вперед и оканчивается метратермом. Метратерм направляется параллельно половой бурсе к половому отверстию, расположенному на середине расстояния между ротовой присоской и развилком кишечника. Матка заполнена яйцами с тонкой оболочкой и филаментами на обоих концах. Размер яиц, не считая филаментов, 0,02 × 0,009 мм.

Этот вид отличается от типичного вида *P. alveatum* и от *P. pseudalveatum* соотношением длины и ширины тела, общей топографией органов и особенно глубокой лопастностью семенников, протяженностью желточников и бо́льшим числом петель матки.

Литература: Lal, 1936, стр. 26—27.



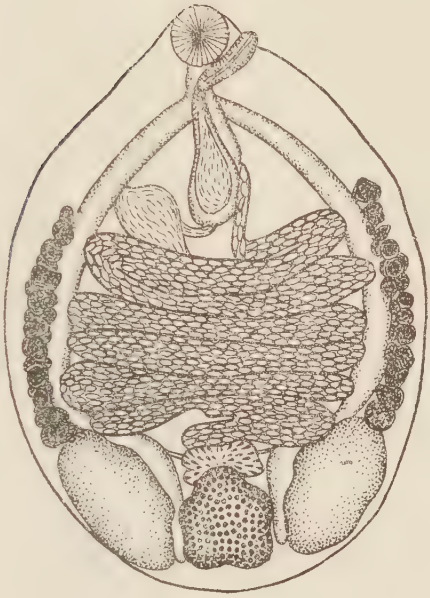
41



42

41. *Paramonostomum ionorne* Travassos, 1921 (по Травассосу, 1921)
42. *Paramonostomum microstomum* Moghe, 1932 (по Моге, 1932)

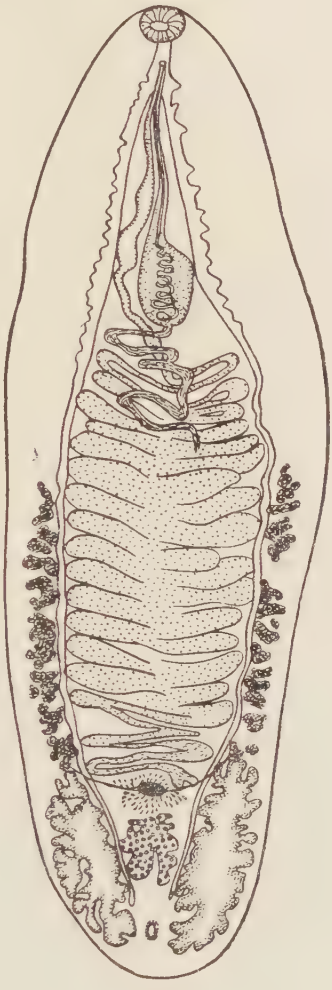
43



44

43. *Paramonostomum parvum* Stunkard et Dunihue, 1931
(по Стенкэрду и Дуниу, 1931)

44. *Paramonostomum pseudalveatum* Price, 1931
(по Прайсу, 1931)



45

45. *Paramonostomum querquedulum* Lal, 1936 (по Лалю, 1936)

Paramonostomum macrostomum Ku, 1938

Хозяин: лысуха (*Fulica atra*).
Локализация: слепые кишки.
Место обнаружения: Китай.

Литература: Ku, 1938.

Paramonostomum ovatum Hsü, 1935

Хозяин: лысуха (*Fulica atra*).
Локализация: слепые кишки.
Место обнаружения: Китай.

Литература: Hsü, 1935.

Нами не дается описание этих двух видов из-за отсутствия соответствующей литературы.

Род *Quinqueserialis* (Skvorzov, 1934)

Историческая справка

В 1911 году Баркер и Лаулин описали под именем *Notocotylus quinqueserialis* трематоду из кишечника ондатры (*Ondatra zibethica*). Эта трематода отличалась от прочих представителей рода *Notocotylus* Diesing 1839 наличием на вентральной поверхности тела пяти продольных рядов желез, в то время как у видов *Notocotylus* всегда имеется три ряда железистых образований.

В 1934 году советский исследователь проф. А. А. Скворцов обнаружил у водяной крысы (*Arvicola terrestris*), пойманной близ г. Горького на Волге, трематоду рода *Notocotylus* тоже с пятью продольными рядами желез, однако отличающуюся рядом других признаков от трематоды американской ондатры. Скворцов обосновал для найденной им трематоды новый вид, который был отнесен им к новому подроду *Quinqueserialis*, названному по видовому наименованию трематоды от ондатры. Паразит от водяной крысы получил наименование *Quinqueserialis volgensis*.

Наконец, в том же 1934 году два гельминтолога Макинтоши обнаружили в слепых кишках американского грызуна *Microtus pennsylvanicus pennsylvanicus* трематоду тоже с пятью продольными рядами желез, которая была названа ими *Notocotylus hassalli*. Этот вид равным образом является представителем рода *Quinqueserialis*.

В 1942 году Гербер расшифровал цикл развития *Quinqueserialis quinqueserialis* от американской ондатры и установил, что промежуточным хозяином этой трематоды является моллюск *Gyraulus parvus*.

К роду *Quinqueserialis* в настоящее время относятся три вида.

Диагноз рода

Notocotylinae, вентральная поверхность тела которых несет железы, расположенные в пять продольных рядов. Один ряд лежит медианно, а остальные четыре расположены по два ряда в латеральных полях паразита. Фаринкс отсутствует. Семенники расположены экстрацекально в задней части тела. Яичник лежит между семенниками медианно; тельце

Мелиса — впереди яичника. Семяприемник отсутствует. Половая бурса мощная; метратерм удлиненный; половое отверстие лежит медианно позади бифуркации кишечника. Матка образует поперечные петли, могущие пересекать кишечные стволы. Желточные железы лежат экстрацекально между семенниками и дном половой бурсы. Яйца с филаментами на обоих полюсах. Паразиты млекопитающих.

Типичный вид: *Quinqueserialis quinqueserialis* (Barker et Laughlin, 1911).

Таблица для определения видов рода *Quinqueserialis* (Skvorzov, 1934)

1 (2). Желточные фолликулы располагаются в два ряда. Желточники большей своей частью лежат латерально от обоих латеральных рядов вентральных желез . . . . . *Quinqueserialis hassalei* (McIntosh et McIntosh, 1934).

2 (1). Желточные фолликулы располагаются в один ряд. Желточники лежат дорзально в отношении латеральных рядов вентральных желез.

3 (4). Желточники не доходят до уровня заднего конца половой бурсы . . . . *Quinqueserialis quinqueserialis* (Barker et Laughlin, 1911).

4 (3). Желточники простираются кпереди от заднего конца половой бурсы . . . . . *Quinqueserialis wolgensis* Skvorzov, 1934.

Quinqueserialis quinqueserialis (Barker et Laughlin, 1911)

Синоним: *Notocotylus quinqueserialis* Barker et Laughlin, 1911

(Рис. 46 и 46а)

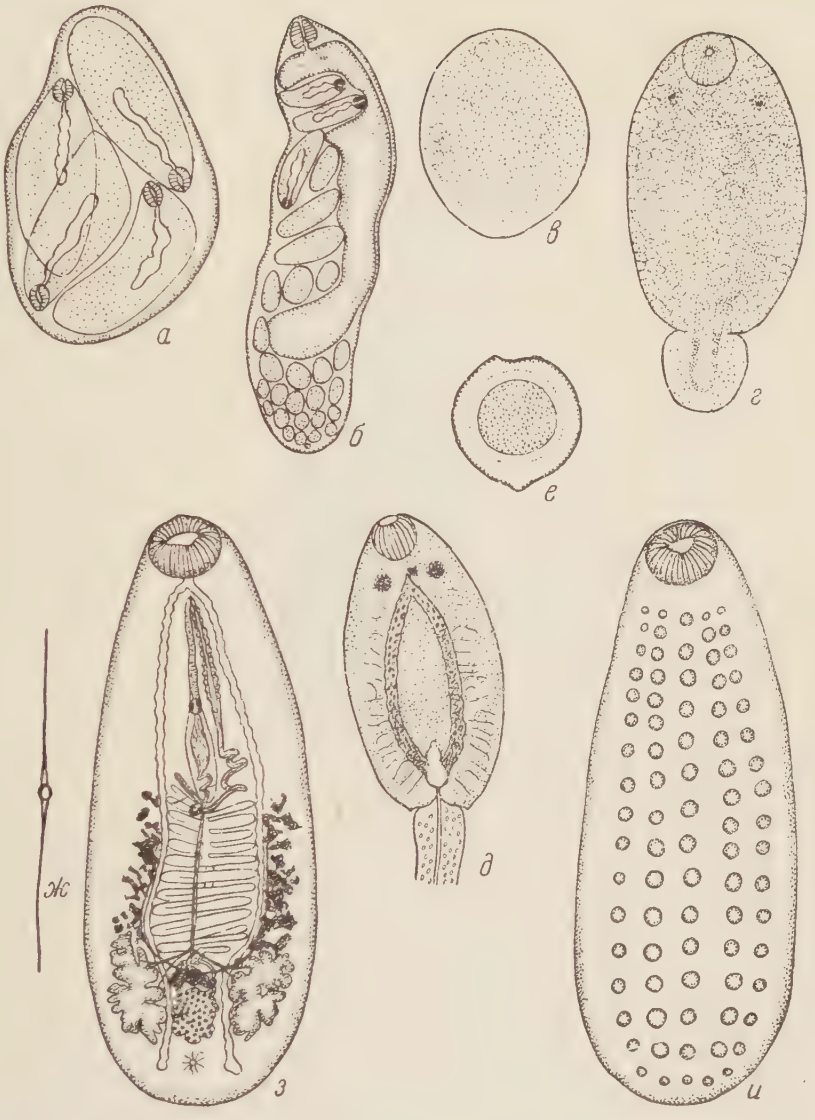
Хозяева: млекопитающие — *Ondatra zibethica*, *Arvicola riparius*, *Microtus pensilvannicus*, *Zapus hudsonius*.

Локализация: слепая кишка.

Места обнаружения: США, СССР (в местах разведения ондатр).

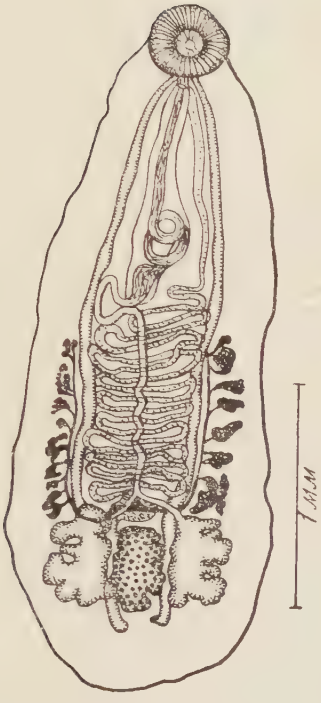
Описание вида (по Герберу, 1942). Среднего размера, овальные, мускулистые трематоды, 2,53—3,51 мм длины при ширине 0,86—1,09 мм. Передний конец более или менее заострен, задний закруглен. На передней половине вентральной поверхности тела кутикула усеяна мелкими шипиками. Ротовая присоска крупная, 0,21—0,43 мм в диаметре. Пищевод очень короткий, разветвляется почти сразу на кишечные стволы, которые в виде неправильных трубок заходят несколько дальше заднего медиального края семенников, образуя многочисленные дивертикулы как снаружи, так и с внутренней стороны. Половое отверстие расположено вентрально, позади бифуркации кишечника. Имеются пять рядов вентральных желез, с 16—19 железами в латеральных рядах и с 14—16 железами в среднем ряду. Семенники лопастные, 0,41—0,6 × 0,21—0,35 мм. Циррус способен выворачиваться, покрыт шипами. Яичник лопастной, достигает 0,22—0,34 × 0,17—0,25 мм. Латеральные желточники состоят из 12—17 групп фолликулов с каждой стороны.

Матка тянется вперед от оотипа, образуя многочисленные поперечные петли, часть которых переходит через кишечные стволы. Между желточниками и половой бурсой на стороне метратерма матка образует 4—7 петель. Семяприемника нет или имеется только маточный семяприемник. Экскреторный пузырь принимает в себя два разветвленных экскреторных канальца, соединяющихся друг с другом позади ротовой присоски.



46. *Quinqueserialis quinqueserialis* (Barker et Laughlin, 1911) (по Герберу, 1942)

а —спороциста; *б* — редия; *в* — зародыш церкария; *г* — развивающийся церкарий; *д*—передний отдел церкария; *е*— адолескарий; *ж*—яйцо; *з*— марита, общий вид *и*—марита, расположение вентральных желез



46а

46а. *Quinqueserialis quinqueserialis* (Barker et Laughlin, 1911)
(по Баркеру, 1915)

Приведенное здесь описание, указывает Гербер (1942), соответствует описанию, данному Баркером и Лаулином (1911) за исключением нескольких деталей. В оригинальном описании указывается, что в каждом ряду имеется по 16—18 вентральных желез, тогда как у 80 исследованных Гербером экземпляров в среднем ряду чаще всего было 15 вентральных желез, а во всех остальных рядах по 17. Следующей по частоте комбинацией являлось: 15 желез в среднем ряду и по 18 во всех остальных. Максимальное количество желез у одного экземпляра достигало 92, причем в среднем ряду было 16 желез, а в остальных по 19. У крупных экземпляров столько же желез, как у более мелких. В оригинальном описании указано, что экскреторные канальцы оканчиваются слепо, тогда как в действительности они соединяются спереди, позади ротовой присоски.

Цикл развития *Quinqueserialis quinqueserialis*

Цикл развития *Quinqueserialis quinqueserialis* был изучен Гербером (1942), из работы которого мы и приводим соответствующие материалы.

Яйца этой трематоды откладываются в содержимое слепой кишки дефинитивных хозяев и постепенно попадают с фекалиями наружу. Развитие в теле промежуточного хозяина изучалось на группе улиток, которым были скормлены яйца этой трематоды. Взрослые трематоды помещались в сосуды с солевым раствором. Вскоре после этого из полового отверстия этих паразитов выделились яйца с филаментами.

Оболочка яиц светлокоричневая, овальная, с крышечкой и филаментами на полюсах. Двадцать фиксированных яиц достигали 0,018—0,021 × × 0,011—0,014 мм, а длина филаментов — 0,268—0,436 мм. Несмотря на непрозрачность оболочки, затрудняющую исследование, можно было различить, что они содержали мирацидиев.

Несколько партий мелких моллюсков *Gyraulus parvus* были подвергнуты заражению яйцами *Q. quinqueserialis*. Контрольная группа из 12 улиток, из той же коллекции, не подвергалась заражению. Несколько выращенных в лаборатории *Physa gyrina* тоже были подвергнуты заражению яйцами *Q. quinqueserialis*, но спустя 2 недели исследование не обнаружило у них никаких признаков инвазии.

Материнская спороциста. Самые молодые из обнаруженных материнских спороцист были найдены во внутренней оболочке мантии *Gyraulus parvus* уже через 9 дней после заражения. В этой стадии спороциста была мешковидной, овальной или круглой и достигала 0,023—0,026 мм в диаметре. Стенка была выстлана слоем эпителиальных клеток. Одна клеточная масса неплотно прикреплена к внутренней стенке. Через 10 дней после заражения еще некоторые из этих овальных образований содержали зародышевые массы разного размера. При последующих исследованиях, до 21 дня после заражения размер спороцист увеличивался и в них различались редии. Некоторые спороцисты плотно залегали в мантии моллюска, а другие свободно прикреплялись вдоль его кишечника. Самая крупная спороциста достигала 0,243 мм в диаметре. Число спороцист в одном моллюске варьировало; максимальное число найденных спороцист 34. В спороцисте всегда бывали 4 редии. В стенке тела спороцисты не было обнаружено родильное отверстие, так что, повидимому, материнская редия может прорваться сквозь стенку тела в любом месте.

Материнская редия. Уже через 14 дней после заражения мелкие, почти бесцветные материнские редии были найдены свободными вдоль кишечника моллюска; самая мелкая из них достигала 0,125 ×

× 0,053 мм. После того как у находящейся внутри спороцисты материнской редии разовьется фаринкс, от него в полость тела протягивается узкая гиалиновая трубка с расширениями, из которой образуется кишечник. Последний мешковидно расширяется, заполняется темными желтоватыми зернышками и занимает значительную часть полости тела редии. У крупной редии фаринкс достигает 0,038 × 0,034 мм. Рот терминальный, обладающий способностью значительно вытягиваться и сокращаться. Семь материнских редий, содержащих дочерних редий, были обнаружены в пищеварительной железе моллюска через 19 дней после заражения; одна из них содержала 5 дочерних редий и 17 зародышевых шаров. Самая крупная материнская редия достигала 0,7 × 0,2 мм.

Дочерние редии наблюдались через 20 дней после заражения свободно в той части пищеварительной железы моллюска, которая прилегает к желудку. К моменту выхождения из материнской редии дочерняя редия достигает 0,109 × 0,046 мм. Более старые дочерние редии представляют собой желтоватые длинные мешки с узким передним концом и расширенным задним. Они похожи на материнских редий и отличаются от них только присутствием развивающихся церкариев. Самая мелкая дочерняя редия, в которой имелись развивающиеся церкарии, достигала 0,41 × 0,16 мм, а самая крупная 1,31 × 0,23 мм. Большинство зрелых дочерних редий содержат несколько хорошо развитых церкариев и около 12 зародышевых шаров в различных стадиях развития. У многих из этих церкариев хорошо развиты глазки, которые видны сквозь стенку редии.

Церкарии. Почти зрелые церкарии выходят из родильного отверстия редии и мигрируют в пищеварительную железу, где протекает краткий период созревания. Созревающие церкарии в возрасте 23 дней мало подвижны и лишь спустя еще 3 дня можно было наблюдать активно плавающих церкариев. При благоприятных освещении и температуре вполне развитые церкарии выходят из моллюсков между 9 и 11 часами утра. Тело их обычно яйцевидное, но в вытянутом виде принимает почти пальцевидную форму. Вытянутый хвост почти в два раза длиннее тела и обладает способностью значительно вытягиваться и сокращаться. 10 фиксированных экземпляров достигали 0,23—0,28 × 0,13—0,17 мм. Длина хвоста 0,39—0,52 мм. Тело непрозрачное, наполненное цистогенными клетками. Экскреторная система состоит из двух стволов, соединенных спереди и впадающих сзади в боковые части экскреторного пузыря. Экскреторные канальцы сосединяются в пальцевидном дивертикуле под медианным глазком или сбоку от него. В этих канальцах находятся многочисленные тонкозернистые экскреторные неравномерно распределенные конкременты.

Адолескарий. По выходе из моллюска, церкарии легко инцистируются на растительности или на поверхностях сосуда. Процесс инцистирования продолжается 3—5 минут. 10 цист, снятых со стенки сосуда через 20 минут после того, как они сформировались, достигали 0,16—0,18 мм в диаметре. Если рассматривать их сбоку, они представляются шаровидными, а поверхность прикрепления плоская. Адолескарии становятся инвазионными вскоре после инцистирования и при хранении в охлажденном состоянии сохраняют инвазионность в течение не менее трех недель.

Заражение дефинитивных хозяев. Сформировавшиеся на салатных листьях цисты от естественно зараженных моллюсков были скормлены четырем уткам, одному голубю, одной курице, одной крысе и девяти полевым мышам, но заразить удалось только последних.

Использованные при этом эксперименте мыши содержались в лаборатории в течение некоторого времени до скармливания цист.

Первые две мыши пали через 3 и 8 дней после скармливания им цист, и в обеих было обнаружено большое количество незрелых паразитов. Позже еще две мыши получили приблизительно по 40 цист, и спустя 10 дней их помет ежедневно исследовался. У одной яйца с филаментами были обнаружены через 16 дней после заражения; при вскрытии, через 23 дня после заражения, у нее было обнаружено 10 взрослых паразитов в слепой кишке и 4 в подвздошной. У второй мыши, при вскрытии через 29 дней после заражения, оказалось 39 взрослых паразитов, очевидно, вполне зрелых, так как уже за 12 дней до вскрытия в ее фекалиях были найдены яйца.

Таким образом, промежуточным хозяином (*Quinqueserialis quinqueserialis* оказался моллюск *Gyraulus parvus.*

Литература: Barker and Laughlin, 1911; Harrah, 1922; Herber, 1942, стр. 180—184.

Quinqueserialis hassalli (A. et G. McIntosh, 1934).

Синоним: *Notocotylus hassalli* McIntosh A. et G., 1934.

(Рис. 47)

Хозяева: род — полевка (*Microtus pennsylvanicus pennsylvanicus*), североамериканская мышевка (*Zapus hudsonius*), североамериканский лесной сурок (*Marmota monax*).

Локализация: слепые кишки.

Место обнаружения: США.

Описание вида (по Мак Интошам, 1934). Тело продолговатое, 4,1 мм длины и 1,95 мм ширины; оно слегка утончено спереди; дорзальная поверхность тела выпуклая, вентральная поверхность вогнутая; латеральные края в передней области загнуты на вентральную сторону. Кутикула вооружена мелкими шипиками, особенно густо расположенными на вентральной поверхности преэкваториальной области. Вентральная поверхность тела снабжена пятью рядами желез, способных выдвигаться; средний ряд состоит из 19 желез; ряды, лежащие по обеим сторонам среднего ряда, состоят из 20 желез каждый, а латеральные ряды — из 17 и 18 желез. Железы медианно расположенные — наиболее крупные; они уменьшаются постепенно в размерах по направлению к краям тела и его концам. Ротовая присоска 0,350 × 0,460 мм. Фаринкса нет. Пищевод — как у других видов этого рода.

Стенки кишечных стволов слегка неровные. Концы кишечных стволов проходят между семенниками и заканчиваются слепо непосредственно позади семенников, заворачиваясь в латеральные стороны. Экскреторное отверстие лежит медианно и дорзально, непосредственно позади яичника. Семенники 0,600 мм длины и 0,475 мм ширины; они лопастной формы, лежат экстрацекально, в задней части тела. Vasa efferentia, повидимому, короткие. Семенной пузырек извитой, хорошо развит, начинается сразу впереди семенников и проходит по медианной линии к половой бурсе. Половая бурса 1,45 мм длины и 0,200 мм максимальной ширины. Циррус длинный, выступает на 1,15 мм, вооружен многочисленными шипообразными коническими образованиями. Половые отверстия расположены близ кишечной бифуркации, причем мужское отверстие лежит, повидимому, непосредственно впереди женского отверстия, а последнее окружено

хорошо развитым сфинктером. Яичник лопастной, 0,387 мм длины и 0,237 мм ширины, лежит интрацекально в зоне семенников. Тельце Мелиса хорошо развито, лежит впереди яичника. Матка образует 10—12 поперечных петель, которые пересекают в латеральном направлении кишечные стволы. Метратерм хорошо выражен, мышечный, 0,725 мм длины и около 0,100 мм максимальной ширины. Желточники лежат экстрацекально и состоят из многочисленных фолликулов, расположенных более или менее неправильными пучками, а не линейными рядами, и тянутся от уровня переднего края семенников до дна половой бурсы. Яйца снабжены длинным филаментом на каждом полюсе; они достигают 0,017 мм длины и 0,010—0,011 мм ширины, не считая филаментов.

Кроме типичного экземпляра, на котором основано приведенное описание, Мак Интошами были изучены еще два экземпляра от полевки — *Microtus pennsylvanicus pennsylvanicus*.

Эти трематоды были ошибочно описаны Харра (1922) под названием *Notocotylus quinqueseriale*.

Мак Интоши установили, что эти паразиты относятся к виду *Notocotylus hassalli*.

Литература: McIntosh A. and G., 1934, стр. 36—37; Erickson, 1938, стр. 578; Rausch et Tiner, 1948, стр. 723—746.

Quinqueserialis volgensis Skvorzov, 1934

(Рис. 48)

Хозяин: водяная крыса (*Arvicola terrestris* L.).

Локализация: кишечник.

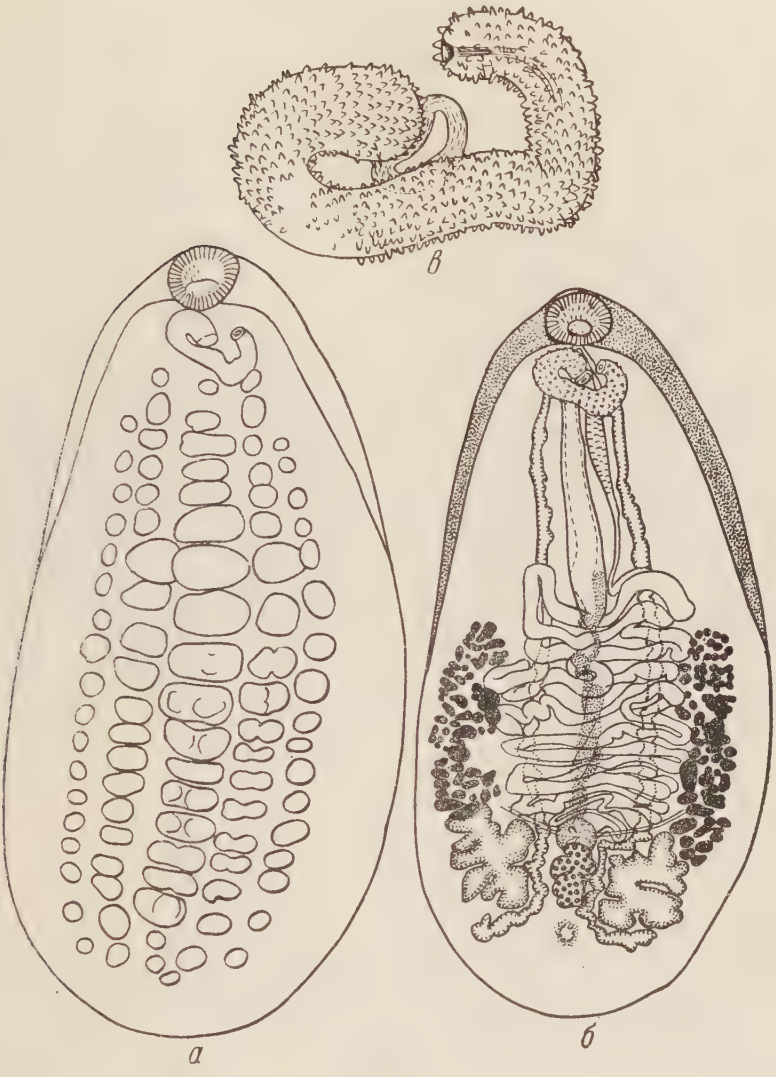
Место обнаружения: СССР (бассейн р. Волги).

Экстенсивность и интенсивность инвазии: один раз в количестве 81 экз. из 30 вскрытых водяных крыс.

Описание вида (по Скворцову, 1934). Передний конец тела сужен, а задний расширен и закруглен; таким образом, эта трематода имеет яйцевидную форму. Края тела часто загибаются на брюшную сторону. Длина тела 2,683—3,493 мм, а наибольшая ширина в конце второй трети тела 1,602—1,795 мм. Кутикула гладкая. На брюшной поверхности тела залегают железы, собранные в группы, которые образуют как бы сосочки. Эти сосочки расположены в пять продольных рядов: один по середине тела и по два с каждой боковой стороны. В среднем ряду насчитывается по 14—15 сосочков, а в каждом из боковых рядов также по 15 сосочков.

Средний ряд часто имеет двойные железы; иногда почти весь ряд состоит из двойных сосочков, а иногда имеется лишь несколько двойных сосочков.

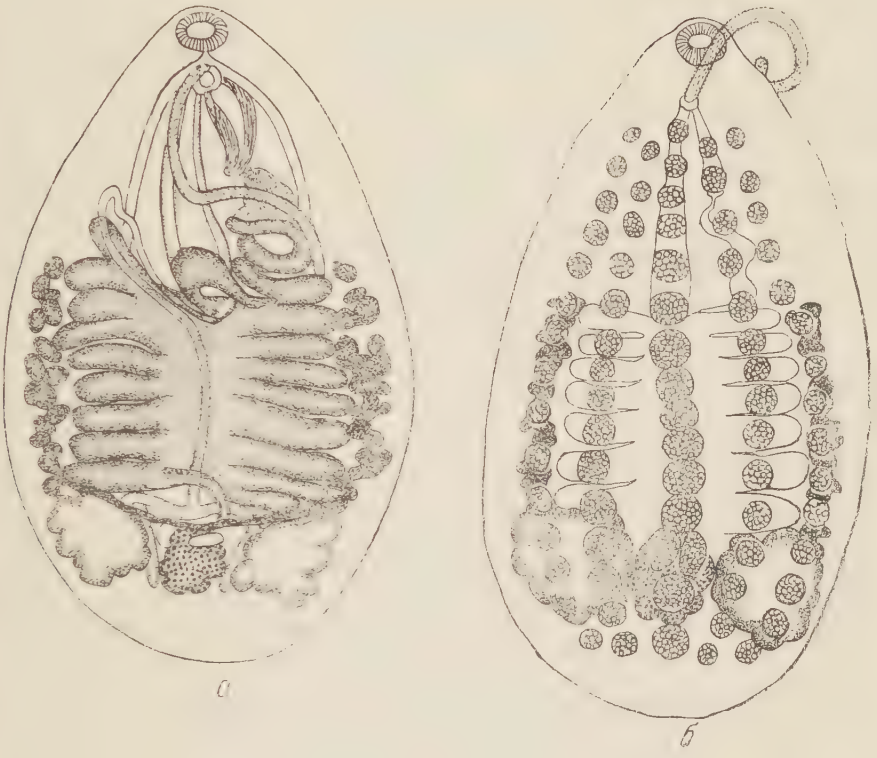
Ротовая присоска 0,180 × 0,202—0,261 × 0,290 мм. Пищевод короткий, 0,090—0,112 мм длины; фаринкс отсутствует. Ветви кишечника простые, доходят почти до самого заднего конца тела, где заканчиваются слепо, заходя очень немного за семенники; почти наполовину своего протяжения они прикрыты петлями матки. Экскреторный пузырь находится немного кпереди от заднего конца тела и представляет собой мешок, открывающийся на дорзальной стороне тела; от пузыря отходит вперед очень короткий непарный ствол, который разветвляется на две длинные ветви, идущие вперед. Половое отверстие располагается на медианной линии тела, на расстоянии 0,112—0,135 мм от заднего края ротовой



47

47. *Quinqueserialis hassalli* A. et. G. McIntosh, 1934
(по А. и Г. Макинтошам, 1934)

а — расположение вентральных желез; *б* — общий вид; *в* — циррус



48

48. *Quinqueserialis volgensis* Skvorzov, 1934 (по Скворцову, 1934)
а — общий вид; *б* — расположение вентральных желез

присоски, сейчас же позади разветвления кишечника. Половая бурса 1,061—1,158 мм длины; задний ее конец доходит до середины тела. Диаметр половой бурсы 0,234—0,257 мм. Циррус 1,544—1,660 мм длины; ширина его у основания 0,067—0,076 мм. Он покрыт мелкими шипиками, длина которых 0,009 мм.

Семенники лежат на заднем конце тела, симметрично, по бокам задних концов ветвей кишечника. По своей форме семенники почти округлые, очень немного вытянуты по продольной линии, края их сильно изрезаны; размеры правого семенника 0,579 × 0,540—0,830 × 0,482 мм, а левого 0,482 × 0,482—0,675 × 0,540 мм.

Яичник лежит между семенниками, на медианной линии тела, и имеет почти круглую форму с сильно изрезанными краями; его размеры 0,386—0,386 × 0,328—0,366 мм.

Тельце Мелиса располагается непосредственно впереди яичника, имеет овальную форму и достигает 0,193 × 0,270 мм.

Лауреров канал имеется. Желточники довольно хорошо развиты и располагаются по бокам тела; они начинаются несколько впереди от заднего конца половой бурсы и заканчиваются у передних краев обеих семенников; желточники состоят из 16—17 фолликулов.

Матка длинная, образует правильные поперечные петли, числом 12—13, которые располагаются между краем половой бурсы и передним краем яичника.

Метратерм обычно лежит слева от половой бурсы, иногда лишь справа; он сильно мышечный и достигает в длину 0,309—0,347 мм при наибольшей ширине 0,08—0,09 мм; его длина равняется трети длины половой бурсы, а иногда даже меньше трети.

Яйца мелкие и очень многочисленные, с длинными филаментами, отходящими от полюсов; размеры яиц от 0,018 × 0,009 мм до 0,0225 × × 0,0125 мм, длина филаментов 0,0675 мм.

Литература: А. А. Скворцов, 1934, стр. 319.

ПОДСЕМЕЙСТВО *HIPPOCREPINAE* MEHRA, 1932

Синоним: *Hippocrepidae* Ruiz, 1944

Диагноз подсемейства

Notocotylidae, у которых половые отверстия располагаются медианно в передней половине тела. Кишечные стволы в задней своей части сливаются, образуя непарный ствол. Паразиты грызунов.

Типичный и единственный род: *Hippocrepis* Travassos, 1922.

Род *Hippocrepis* Travassos, 1922

Диагноз совпадает с таковым подсемейства *Hippocrepinae*.

Типичный вид: *H. hippocrepis* (Diesing, 1850).

Таблица для определения видов рода *Hippocrepis* Travassos, 1922

1(2). Семенники располагаются на одном уровне, один против другого. Паразиты водосвинки. . . . . *H. hippocrepis* (Diesing, 1850).

2(1). Семенники располагаются наискось один позади другого. Паразиты нутрий . . . . . *H. fülleborni* Travassos et Vogelsang, 1930.

Hippocrepis hippocrepis (Diesing, 1850)

(Рис. 49)

Хозяин: водосвинка (*Hydrochoerus capybara*).

Локализация: толстая кишка.

Место обнаружения: Южная Америка.

Описание вида (по М. Брауну, 1901). Тело 15 мм длины и 2,5 мм ширины; оно плоское, спереди уже и толще, а в задней части несколько расширено и тоньше. Передняя половина брюшной поверхности тела покрыта густо расположенными маленькими треугольными чешуйками.

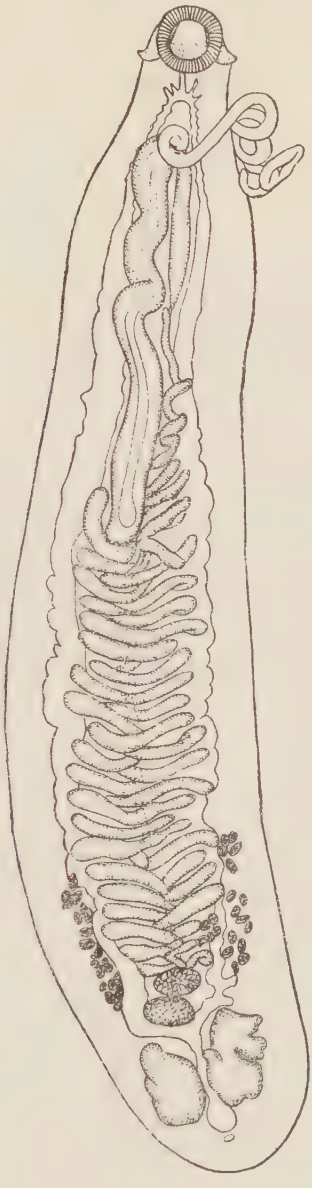
Круглая, вентрально расположенная присоска достигает 0,625—0,729 мм в диаметре; пищевод короткий. Фаринкса нет. Бифуркация кишечника находится перед самым половым отверстием; начальная часть обоих кишечных стволов всегда довольно толстостенная и снабжена несколькими направленными вперед и в стороны слепыми выступами; затем просвет кишечника расширяется, стенки его становятся более тонкими, а кишечные стволы тянутся назад, параллельно боковым краям тела, формируя многочисленные дивертикулы, вызванные, вероятно, сокращением тела. В задней части тела, между яичником и семенниками, кишечные стволы сливаются, причем от образовавшейся таким образом арки отходит длинный, непарный, слепо кончающийся канал, проходящий между семенниками и оканчивающийся перед самым дорзально сдвинутым экскреторным отверстием.

По обе стороны этого слепого непарного кишечного отростка лежат относительно маленькие лопастные семенники. Vasa efferentia, повидимому, отходят от их переднего края, направляются наискось к медианной линии, где и соединяются; приблизительно на уровне переднего конца желточников по срединной линии проходит слегка извитой, большею частью наполненный спермою канал, который идет вперед, образует семенной пузырек и переходит в чрезвычайно удлиненную половую бурсу. Длина половой бурсы составляет почти третью часть длины тела. Половая бурса заключает в себе второй, разделенный на две части семенной пузырек, затем следует простатическая часть и циррус, который обычно выпячивается наружу, образуя очень длинный, спирально скрученный орган, покрытый на всей своей поверхности довольно грубыми твердыми шипиками.

Половое отверстие лежит медианно, вблизи развилка кишечника; к нему подходит веретеновидный, окруженный железистыми клетками метратерм, который, однако, значительно короче, чем половая бурса.

Непосредственно прилегая к внутреннему краю кишечной арки, лежит медианно или несколько правее поперечно-овальный или шаровидный яичник, а перед ним по срединной линии располагается резко отграниченное тельце Мелиса, приблизительно одинаковой с яичником величины и формы.

Желточники развиты чрезвычайно слабо: они состоят с каждой стороны из 15—20 фолликулов, которые достигают 2 мм длины, располагаясь кнаружи от задних концов кишечных стволов; отдельные фолликулы лежат кнутри от кишечных стволов либо на одной или на обеих сторонах. Матка тянется вперед к метратерму, образуя узкие и поперечно расположенные извивы; они не переходят за границу кишечных стволов.



49

49. *Hippocrepis hippocrepis* (Diesing, 1850) (по Брауну, 1901)

Яйца светложелтые, снабженные на обоих полюсах длинными филаментами, 0,0182 мм длины и 0,009 мм ширины.

Литература: Diesing, 1850, стр. 324; Monticelli, 1892; Brandes,1892, стр. 508; Braun,M., 1901, стр. 344.

Hippocrepis fülleborni Travassos et Vogelsang, 1930

(Рис. 49а)

Хозяин: нутрия (*Myopotamus coypus*).
Локализация: кишечник.
Место обнаружения: Южная Америка.

Описание вида (по Травассосу и Фогельзангу, 1930). Тело 6—8 мм длины и 1—1,5 мм ширины. Тело удлиненное, на вентральной поверхности его в области расположения половой бурсы до уровня заднего конца его имеется группа сосочкообразных желез, диаметр которых 0,085—0,143 мм. Ротовая присоска лежит субтерминально; ее продольный диаметр 0,037—0,41 мм и поперечный — 0,35—0,37 мм.

По сторонам присоски имеются два сосочкообразных выступа. Пищевод короткий, без фаринкса, 0,11—0,17 мм длины и 0,042 мм ширины. Кишечные стволы имеют выпячивания; особенно хорошо выпячивание выражено в передней части кишечника. Позади яичника и впереди семенников кишечные стволы сливаются и образуют далее непарный ствол. Половые отверстия находятся позади бифуркации кишечника, на расстоянии около 0,78—0,85 мм от переднего конца тела. Половая бурса длинная, 1,71—1,97 мм длины и 0,1—0,22 мм ширины, в передней части вмещает длинный циррус, вооруженный шипами, а в задней — простатическую часть и извитой семенной пузырек.

Литература: Travassos e Vogelsang, 1930, стр. 169—170; Henry, 1931, стр. 425—427.

ПОДСЕМЕЙСТВО *OGMOCOTYLINAE* SKRJABIN ET SCHULZ, 1933

Синоним: *Cymbiforminae* Yamaguti, 1933

Историческая справка

В январе 1933 года советскими исследователями К. И. Скрябиным и Р. С. Шульцем была опубликована работа с описанием новой трематоды *Ogmocotyle pygargi*, обнаруженной в тонком кишечнике сибирской косули (*Capreolus pygargus bedfordi* Thomas), убитой в сентябре 1928 года в Приморском крае в период работы 60-й Союзной гельминтологической экспедиции. Указанная трематода оказалась представителем семейства *Notocotylidae*, причем Скрябин и Шульц выделили ее в новое самостоятельное подсемейство *Ogmocotylinae* этого семейства.

В том же 1933 году опубликовывается работа Ямагути, в которой автор описывает новую трематоду *Cymbiforma sika* Yamaguti, 1933, обнаруженную в тонком кишечнике жвачного млекопитающего *Sika nippon* (Temm.) в Японии. Эта трематода оказалась тоже представителем семейства *Notocotylidae*, причем Ямагути выделил ее в новое подсемейство *Cymbiforminae* этого семейства.

Сопоставляя виды *Ogmocotyle pygargi* Skrjabin et Schulz, 1933 с *Cymbiforma sika* Yamaguti, 1933, приходится прийти к заключению о полной

идентичности родов *Ogmocotyle* и *Cymbiforma* и относящихся к ним видов. Равным образом, приходится констатировать, что указанные исследователи совершенно правильно отнесли обоснованные ими роды к самостоятельным подсемействам семейства *Notocotylidae*, которые тоже оказались синонимами.

Поскольку работа Скрябина и Шульца уже поступила в редакцию журнала 26 января 1933 года и была опубликована в номере, вышедшем в свет 2 мая 1933, как то значится на стр. 267 «Zoologischer Anzeiger», эта трематода должна относиться к роду *Ogmocotyle* и подсемейству *Ogmocotylinae*, а род *Cymbiforma* и подсемейство *Cimbiforminae* являются их синонимами.

В 1942 году появляется работа Балерао (Bhalerao), описывающего трематод из пищеварительного тракта овец, коз и крупного рогатого скота в Индии, которых относит ко второму виду рода *Cymbiforma* Yamaguti, 1933, именуя его *Cymbiforma indica* Bhalerao, 1942.

В своей работе Балерао не только не признает приоритет родового наименования этой трематоды за советскими исследователями, но полностью игнорирует работу Скрябина и Шульце об *Ogmocotyle pygargi*, невзирая на то, что она появилась в свет на 9 лет ранее работы Балерао и о ней имелись указания в соответственных зоологических справочниках.

В конечном итоге приходится признать существование в семействе *Notocotylidae* самостоятельного подсемейства *Ogmocotylinae* Skrjabin et Schulz, 1933 (синоним: *Cymbiforminae* Yamaguti, 1933) с единственным родом *Ogmocotyle* Skrjabin et Schulz, 1933 (синоним: *Cymbiforma* Yamaguti, 1933) и с двумя видами: *Ogmocotyle pygargi* Skrjabin et Schulz, 1933 (синоним: *Cymbiforma sika* Yamaguti, 1933) и *Ogmocotyle indica* (Bhalerao, 1942), синонимом которого является *Cymbiforma indica* Bhalerao, 1942.

Диагноз подсемейства *Ogmocotylinae*

Notocotylidae. Латеральные края тела короткие, загнуты вентрально, в результате чего образуется вентральный желобок, подобие своеобразного гинекофорного канала. Кутикула либо гладкая, либо вооружена очень мелкими шипиками. Вентральные железы на теле отсутствуют. Фаринкса нет; кишечные стволы простые, немного не доходят до заднего конца тела, не сливаются своими слепыми концами. Половое отверстие располагается несколько кпереди от середины тела, будучи сдвинуто влево от срединной линии. Половые железы расположены в задней половине тела. Семенники в виде лопастных образований лежат в боковых полях заднего конца тела; яичник располагается между ними медианно. Крупного размера половая бурса имеет резко искривленную форму, занимает примерно среднюю треть длины тела и содержит крупный семенной пузырек, простатическую часть с многочисленными железами и длинный способный выпячиваться циррус.

Матка с поперечными петлями располагается большей частью в задней половине тела, не заходя однако кзади от яичника, в результате чего самый задний отдел тела свободен от матки. Яйца снабжены на обоих полюсах филаментами обычно неравного размера. Паразиты органов пищеварения домашних и диких жвачных животных.

Типичный и пока единственный род: *Ogmocotyle* Skrjabin et Schulz, 1933.

49а

49а. *Hippocrepis fülleborni* Trav. et Vogelsang, 1930
(по Травассосу и Фогельзангу, 1930)

а — общий вид; *б* — концевой отдел половых органов

Род *Ogmocotyle* Skrjabin et Schulz, 1933

Синоним: *Cymbiforma* Yamaguti, 1933

Диагноз рода полностью совпадает с диагнозом подсемейства *Ogmocotylinae*, поскольку последнее заключает в себе пока только единственный род.

Типичный вид: *Ogmocotyle pygargi* Skrjabin et Schulz, 1933.

Ogmocotyle pygargi Skrjabin et Schulz, 1933

Синоним: *Cymbiforma sika* Yamaguti, 1933

(Рис. 50 и 51)

Хозяева: сибирская косуля (*Capreolus pygargus betfordi* Thomas олень — сика (*Pseudaxis* = *Sika nippon* Temm.).

Локализация: тонкие кишки.

Места обнаружения: СССР (Приморский край) и Япония.

Описание вида (от сибирской косули, по Скрябину и Шульцу, 1933). Длина тела 2,6—2,7 мм при 0,680—0,750 мм ширины. Тело покрыто очень мелкими шипиками, более густо в передней части тела.

Латеральные края трематоды завернуты вентрально, образуя как бы гинекофорный канал. Ротовая присоска расположена субтерминально; ее продольный диаметр 0,093—0,100 мм и поперечный 0,115—0,119 мм. Присоска ведет в пищевод 0,160 мм длины. Фаринкс отсутствует. Кишечные стволы могли быть прослежены только до уровня задней четверти тела; характер их концевых частей остался невыясненным. Половые железы расположены в задней половине тела. Семенники в виде удлиненных лопастных образований лежат по латеральным полям на самом заднем конце тела; их длина около 0,800 мм и ширина около 0,150 мм. Между семенниками на протяжении их задней половины располагается поперечно-овальный яичник 1,165 мм ширины и 0,125 мм длины. Впереди яичника лежит тельце Мелиса. Желточники располагаются по латеральным сторонам паразита редкими пучками в задней трети тела; на уровне расположения яичника желточники обеих сторон соединяются. Матка располагается правильными поперечными петлями, главным образом в третьей четверти тела, образуя около 13 извивов.

В своей конечной части матка образует довольно мощный мышечный метратерм, который открывается вентро-латерально на левой стороне паразита.

Половая бурса очень мощная, в форме полукруга, включает семенной пузырек; длина ее (по прямой между концами) 0,630— 0,650 мм, а по изгибу 1,2 мм, максимальная ширина 0,260 мм. Яйца асимметричные, будучи с одной стороны более выпуклыми, чем с другой. Длина яиц 0,018—0,022 мм и ширина 0,011—0,016 мм. От каждого полюса отходит по одному длинному филаменту разной длины. Длинный филамент достигает 0,137—0,168 мм и короткий 0,067—0,078 мм. Основание филамента имеет в ширину около 0,003 мм.

В целях доказательства нашего воззрения на идентичность *Ogmocotyle sika* (Yamaguti, 1933) с *Ogmocotyle pygargi*, считаем необходимым привести здесь описание *Cymbiforma sika* по данным работы Ямагути.

Описание вида (*Ogmocotyle sika* по Ямагути, 1933). Тело, имеющее челноковидную форму, достигает 2,3 мм длины при максимальной ширине 0,41 мм на уровне передней границы семенников. Концы тела

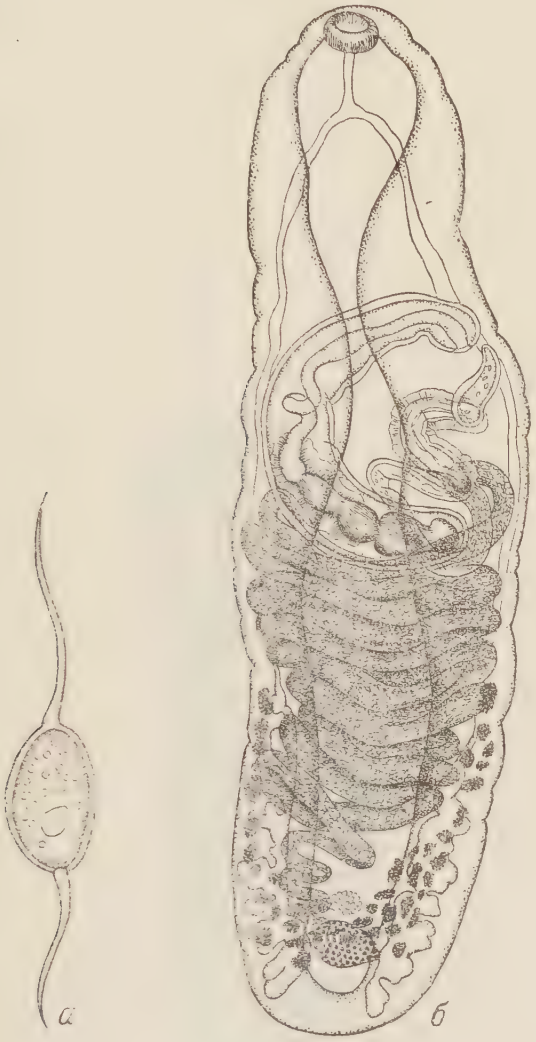
притуплены; латеральные загнутые края тела образуют вентральный желобок. Тонкая кутикула лишена всяческого вооружения. Продольная субкутикулярная мускулатура особенно мощно развита вдоль свободных латеральных краев тела. Диагональные волокна, лежащие под слоем продольных мышечных волокон, образуют характерное сплетение на вогнутой вентральной стороне передней половины тела.

Сильно выступающая, терминальная ротовая присоска 0,063 мм длины и 0,07 мм ширины. Фаринкс отсутствует. Тонкий пищевод 0,11 мм длины. Тонкие кишечные стволы тянутся, не образуя извилин, до зоны нахождения концевых частей половых органов; здесь они немного расходятся, но вскоре снова приближаются друг к другу и продолжают идти в прямом направлении; наконец, они опять приближаются друг к другу и оканчиваются дорзальнее переднего отдела семенников. Брюшная присоска отсутствует.

Два неправильно лопастных семенника прилегают к латеральным краям тела, располагаясь по обеим сторонам последнего, около его заднего конца; они имеют приблизительно колбасовидную форму; левый семенник достигает размера 0,48 × 0,13 мм, а правый — 0,41 × 0,15 мм. Огромная половая бурса, располагающаяся приблизительно на уровне середины тела, содержит в своем проксимальном отделе семенной пузырек, который достигает 0,2 мм длины. Бурса частично прикрывает правый передний участок петель матки. Веретенообразная простатическая часть окружена многочисленными клетками. Семяизвергательный канал и циррус извитые, но могут быть вытянуты до значительной длины; у многих индивидов выдвинувшийся изогнутый циррус выступал очень сильно наружу и был покрыт сосочками. Циррус с метратермом открываются в половой клоаке, окруженной мощно развитой мускулатурой, действующей в качестве сфинктера, когда циррус выдвигается. Отверстие половой клоаки находится слева от медианной линии, немного кпереди от уровня середины тела.

Яичник, достигающий 0,09 мм длины и 0,17 мм ширины, располагается в области заднего конца тела и состоит из пяти маленьких эллиптических долей, соединенных друг с другом спереди. Тельце Мелиса лежит антеродорзально по отношению к яичнику. Лауреров канал обнаружить не удалось. Желточники, состоящие из сравнительно крупных фолликулов, находящихся дорзальнее семенников, располагаются в виде подковы, направленной основанием кзади. Самые передние фолликулы, располагающиеся около латеральных краев тела, заходят дальше кпереди, чем передние концы семенников. Маленький медианный желточный резервуар находится непосредственно впереди тельца Мелиса.

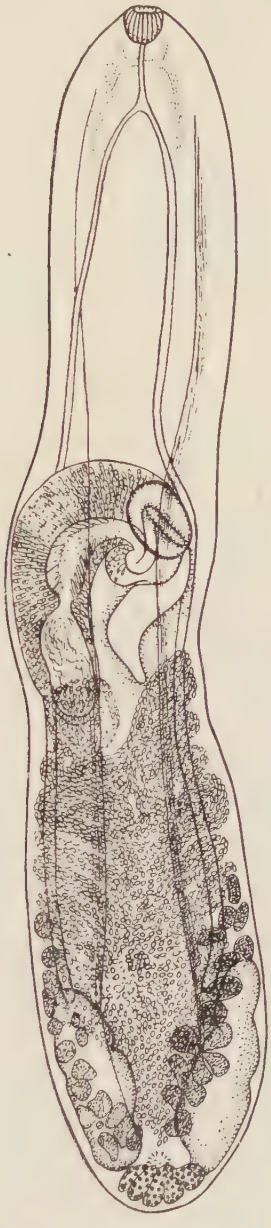
Матка образует V-образные поперечные плотно прилегающие друг к другу петли, которые заходят за наружные границы кишечных стволов и заполняют все пространство между тельцем Мелиса и метратермом. Широкий, изогнутый метратерм, достигающий приблизительно 0,35 мм длины, выстлан толстым слоем кутикулы, окруженным многочисленными субкутикулярными клетками; он открывается в половую клоаку широким отверстием, которое располагается непосредственно позади и слева от отверстия цирруса. Многочисленные, продолговато-овальные яйца 0,024—0,026 мм длины и 0,012—0,017 мм ширины; зрелые яйца снабжены полярными филаментами, длина которых варьирует в зависимости от степени развития; на одном из полюсов филамент может достигать 0,2 мм длины, а на другом он приблизительно в полтора раза длиннее. Экскреторную систему исследовать не удалось. Головная нервная комиссура располагается дорзально по отношению к передней половине пищевода.



50

50. *Ogmocotyle pygargi* Skrjabin et Schulz, 1933
(по Скрябину и Шульцу, 1933)

а — яйцо; *б* — марита



51

51. *Ogmocotyle pygargi* Skrjabin et Schulz, 1933 (по Ямагути, 1933)

При измерении семи экземпляров Ямагути отметил следующие вариации. Длина тела варьирует от 2,04 до 2,8 мм, а ширина — от 0,39 до 0,55 мм. Ротовая присоска достигает 0,125 мм в максимальном диаметре. Длина пищевода чрезвычайно сильно варьирует в зависимости от степени сокращения (0,1—0,2 мм).

Семенники неизменны ни по форме, ни по местоположению; длина их варьирует от 0,38 до 0,83 мм, а ширина — от 0,1 до 0,2 мм. Яичник обычно имеет пять или шесть лопастей и достигает максимального размера 0,175 × 0,25 мм. Половое отверстие всегда располагается непосредственно кпереди от уровня середины тела. Желточники не подвержены никаким вариациям, заслуживающим упоминания.

Литература: Скрябин и Шульц, 1933, стр. 267—270; Yamaguti, 1933, стр. 98—100.

Ogmocotyle indica (Bhalerao, 1942) Ruiz, 1946

Синоним: *Cymbiforma indica* Bhalerao, 1942

(Рис. 52)

Хозяева: овца, коза, крупный рогатый скот.

Локализация: весь пищеварительный тракт и частично желчные протоки.

Место обнаружения: Индия (Муктесвар).

Описание вида (по Балерао, 1942). Эти трематоды более или менее грушевидной формы, с задней частью широкой и закругленной, а передней постепенно суживающейся до тупого конца. Дорзальная поверхность тела слегка согнута, а края тела завернуты вентрально. С вентральной стороны паразиты имеют более или менее лодкообразную форму. Длина тела 0,8—2,715 мм при максимальной ширине (в области половой бурсы) 0,31—0,96 мм. Кутикула гладкая. Продольные мышечные волокна хорошо развиты и заметно выдаются под кутикулой по всему телу. Пучки продольных мышц развиты на дорзальной стороне тела так же хорошо, как и на загнутых латеральных краях. На вентральной поверхности, однако, продольная мускулатура сравнительно слабее развита. Как и у *O. sika*, диагональные волокна, лежащие под продольным мускульным слоем, образуют характерную сетку на вогнутой стороне передней половины тела. Имеются многочисленные железы. Ротовое отверстие лежит терминально и окружено ротовой присоской, круглой формы, достигающей 0,067—0,14 мм в диаметре. Фаринкс отсутствует. Пищевод тонкий, 0,05—0,148 мм длины. Обычно он цилиндрический и ширина его одинакова по всей длине, но иногда он имеет заднее расширение, что связано, повидимому, с его легким сокращением. Пищевод окружен одноклеточными железами. Кишечные трубки тонкие; от начала бифуркации они идут, постепенно приближаясь к краю тела. Вначале они имеют почти параллельное направление, но, дойдя до желточников, постепенно сближаются и заканчиваются на уровне середины или задней трети длины семенников. Поперечное нервное кольцо ясно заметно и достигает 0,009— 0,01 мм ширины. Оно лежит дорзально в передней половине пищевода, на расстоянии 0,039—0,073 мм от переднего конца тела. Экскреторное отверстие лежит субтерминально, будучи слегка сдвинуто в дорзальную сторону. Оно ведет в трубчатый пузырек, который разделяется на два ствола примерно на уровне передней трети длины семенников.

От каждого ствола поднимаются по одному экскреторному протоку вперед, располагаясь по бокам тела. Непосредственно впереди половой бурсы они раздваиваются на две ветви каждый, которые идут вперед почти до ротовой присоски. Эти две ветви дают множество ответвлений, образующих запутанную сеть между ротовой присоской и передним краем бурсы.

Семенники неправильно лопастной формы лежат на одном горизонтальном уровне в области задней части тела. Их размер 0,168—0,550 × 0,068—0,26 мм.

Иногда лопасти семенников бывают очень резко выражены, а иногда они почти цельнокрайные, имеющие колбасовидную форму. Vasa efferentia отходят от внутренних сторон семенников около их центра, направляются к середине тела, где и соединяются, образуя vas deferens. Этот последний идет вперед, почти медианно, образуя легкие зигзаги, и расширяется в извилистый наружный семенной пузырек, входящий в половую бурсу. Последняя очень крупная, 0,46—0,75 × 0,125 мм. От полового отверстия она идет сначала к середине тела и затем назад, располагаясь почти по срединной линии тела. Позади бурса несколько суживается. Взаиморасположение заднего конца половой бурсы и передней части желточников характеризуется многочисленными вариациями. Иногда дно бурсы находится на значительном расстоянии впереди передней границы желточников; в других случаях задний край половой бурсы и передняя граница желточников лежат на одном уровне. В некоторых случаях отдельные фолликулы желточников могут располагаться впереди заднего конца бурсы.

Внутренний семенной пузырек лежит в заднем конце бурсы и достигает 0,22—0,28 × 0,075—0,1 мм. Крупная простатическая часть, достигающая 0,275—0,31 × 0,165—0,122 мм, отделена от семенного пузырька маленьким, узким протоком. Она окружена множеством одноклеточных простатических желез. Семявыносящий проток и циррус обычно закручены и способны значительно растягиваться. Циррус способен выдвигаться из бурсы; при этом видно, что его поверхность покрыта крупными сосочками. Выдвинутый циррус достигает 0,12 мм длины и 0,03 мм толщины.

Отверстие половой клоаки лежит на левой стороне тела, несколько кпереди от его середины. Передняя часть тела способна сильно сокращаться; в таких случаях половое отверстие кажется лежащим на уровне передней трети длины тела.

Яичник лежит в самом заднем конце тела; он состоит из четырех лопастей, каждая из которых подразделяется на три дольки. Иногда заметны только две или три из четырех лопастей. Лопасти яичника могут касаться с боков семенников или же отделяться от них небольшим пространством. Яйцевод идет вперед и вскоре расширяется в оотип, окруженный тельцем Мелиса, достигающим 0,1—0,17 × 0,07—0,13 мм.

Лауреров канал, отходящий от яйцевода, открывается наружу на дорзальной стороне, в области тельца Мелиса. Семяприемник отсутствует. Желточники состоят из крупных фолликулов, расположенных в форме подковы или полукруга. Некоторые фолликулы лежат дорзально от семенников, другие латерально и впереди от них, в то время как большинство лежит в пространстве между семенниками.

Утолщенные желточные протоки отходят от желточников непосредственно впереди семенников, причем медианно они образуют желточный резервуар, лежащий дорзально от тельца Мелиса; от этого резервуара

52

52. *Ogmocotyle indica* (Bhalerao, 1942) (по Балерао, 1942)
а и *б* — общий вид; *в* — концевой отдел половых органов, *г* — яйца

маленький проток направляется в оотип. Матка заканчивается хорошо развитым метратермом, лежащим слева от половой бурсы. Размер метратерма 0,14—0,37 × 0,06—0,165 мм. Он очень мышечный и выстлан изнутри толстой кутикулой. Метратерм открывается в половую клоаку слева от мужского полового отверстия. Яйца многочисленные, овальной формы, с филаментами на концах. Размеры яиц 0,018—0,0375 × 0,011—0,0135 мм. Филаменты яиц варьируют в длине и могут доходить до 0,008—0,0198 мм. Длина филаментов обычно зависит от зрелости яиц: яйца с меньшим числом шаров дробления имеют, как правило, более короткие филаменты. У одного и того же яйца оба филамента бывают обычно разной длины.

Литература: Bhalerao, 1942.

ПОДСЕМЕЙСТВО *OGMOGASTERINAE* KOSSACK, 1911

Историческая справка

Креплин (Creplin, 1829) описал под именем *Monostomum plicatum* из кишечника и пищевода китообразного (*Balaenoptera rostrata*) трематоду, которую Егершельд (Jägerskiöld, 1891) подверг детальному изучению и отнес к новому, обоснованному им роду *Ogmogaster*.

Коссак (1911), изучая систематическое положение ряда моностомных трематод, отнес род *Ogmogaster* к самостоятельному подсемейству *Ogmogasterinae* Kossack, 1911, причислив последнее к семейству *Notocotylidae* Lühe, 1909.

В 1925 году Похе возвел *Ogmogasterinae* в ранг нового семейства *Ogmogasteridae* Poche, 1925.

В 1931 году Джонстон, изучая материал от ластоногих, собранный Австралийской антарктической экспедицией (1911—1914) и обработанный Лейпером и Аткинсоном (Leiper and Atkinson), в 1915 году, пришел к следующему выводу. Оказалось, что описанные Лейпером и Аткинсоном трематоды от ластоногих под именем *Ogmogaster plicatus* Creplin не являются креплиновским видом, а представляют собою новый вид, названный Джонстоном *Ogmogaster antarcticus*.

В 1933 году Скрябин и Шульц обосновали новый подотряд *Notocotylata*, в который они включили, помимо семейства *Notocotylidae* еще три семейства: *Pronocephalidae* Looss, 1902, *Rhabdiopoeidae* Poche, 1925 и *Opisthotrematidae* Poche, 1925. Род *Ogmogaster* Скрябин и Шульц сохранили в коссаковском подсемействе *Ogmogasterinae*, не согласившись с Похе о самостоятельности семейства *Ogmogasteridae*. Этой же точки зрения я продолжаю придерживаться и в настоящее время.

Диагноз подсемейства *Ogmogasterinae*

Notocotylidae. Вентральная поверхность тела несет продольные гребни, состоящие из скопления огромного числа кожных желез. Петли матки заходят спереди дальше основания половой бурсы и занимают не только интрацекальную, но и экстрацекальную зону.

Паразиты кишечника китообразных и ластоногих.

Типичный и единственный род: *Ogmogaster* Jägerskiöld, 1891.

Род *Ogmogaster* Jägerskiöld, 1891

Диагноз рода

Ogmogasterinae. Тело овальное, сплюснутое, листовидное, с волнистыми краями; вентральная поверхность снабжена многочисленными продольными ребрами железистого характера. Ротовая присоска терминальная, фаринкс отсутствует; пищевод короткий; кишечные стволы тонкие, тянущиеся до заднего конца тела и образующие иногда большие извивы. Половое отверстие расположено медианно, на небольшом расстоянии позади ротовой присоски; циррус и метратерм выходят в короткий половой синус. Половая бурса длинная; она лежит вдоль медианной линии и тянется назад приблизительно до уровня середины длины тела. Глубоколопастные семенники расположены в одной поперечной плоскости в задней четверти длины тела. Яичник лопастной, расположен медианно на уровне заднего края семенников. Тельце Мелиса лежит медианно, впереди яичника. Имеется лауреров канал. Желточники расположены в задней половине тела, латерально от переднего края семенников до уровня основания половой бурсы, причем отдельные фолликулы лежат медианно, объединяя латерально расположенные группы. Матка сильно извитая; ее петли заходят латерально за пределы кишечных стволов.

Паразиты китообразных и ластоногих.

Типичный вид: *Ogmogaster plicatus* (Creplin, 1829) Jägerskiöld, 1891.

Таблица для определения видов рода *Ogmogaster* Jägerskiöld, 1891

1(2). Кишечные стволы образуют с каждой стороны по 5 коленчатых латеральных выступов. Желточники не доходят впереди до дна половой бурсы, а расположены отдельными крупными фолликулами, впереди семенников, занимая и медианную зону. Паразиты китообразных и ластоногих . . . . . *Ogmogaster antarcticus* Johnston, 1931.

2(1). Кишечные стволы значительно менее извилисты. Желточники располагаются отдельными фолликулами латерально, занимая промежуток между передним краем семенников и дном половой бурсы. Паразиты китообразных . . . . . *Ogmogaster plicatus* (Creplin, 1829).

Ogmogaster plicatus (Creplin, 1829) Jägerskiöld, 1891

Синоним: *Monostomum plicatum* Creplin, 1829

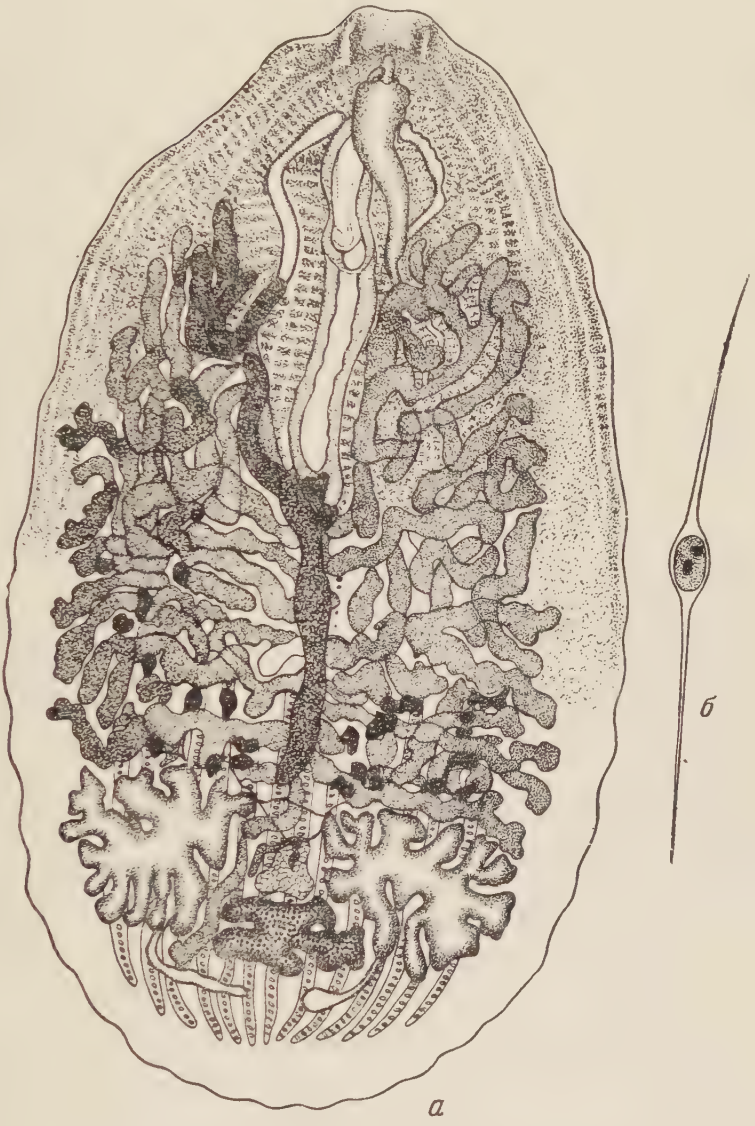
(Рис. 53)

Хозяева: китообразные (*Balaenoptera borealis, B. musculus, B. physalus, B. acutorostrata* = *Balaena rostrata*).

Локализация: кишечник.

Место обнаружения: бассейн Северной Атлантики.

Описание вида (из Прайса, 1932, по описанию Егершельда, 1891). Тело овальное, длиною 6—14 мм при средней ширине 4 мм, плоское, листовидное с волнистыми или «гофрированными» краями; на вентральной поверхности имеются 15—17 продольных железистых тяжей. Ротовая присоска терминальная, 0,5 мм в диаметре (по данным Лейпера и



53. *Ogmogaster plicatus* (Creplin, 1829) (по Егершельду, 1891)
а — марита; *б* — яйцо

Аткинсона, 1915). Пищевод короткий; кишечные стволы извилистые, оканчивающиеся близ заднего конца тела. Экскреторное отверстие находится дорзально, на расстоянии около 0,7 мм от заднего конца тела (по данным Егершельда). Y-образный экскреторный пузырь расположен вентрально от яичника и семенников. Стволы пузыря соединяются спереди на уровне развилка кишечника, и в этой точке от них отделяются две ветви, по одной с каждой стороны, которые тянутся назад в латеральных полях; затем они заворачивают и идут вперед до уровня ротовой присоски, где снова загибаются назад и оканчиваются близ заднего конца тела. На всем протяжении экскреторных протоков от них время от времени отделяются длинные ветви.

Половое отверстие расположено медианно, на небольшом расстоянии позади ротовой присоски, причем мужское и женское отверстия лежат рядом, у основания короткого полового синуса. Половая бурса цилиндрическая, 3 мм длины при ширине 0,3 мм; она содержит семенной пузырек, размером 1,4 × 0,2 мм и длинный скрученный семяизвергательный канал, выстланный внутри оболочкой, которая густо усеяна мелкими сосочковидными возвышениями. Он может выпячиваться в виде тонкого цирруса, длина которого может равняться длине тела (по данным Креплина, 1829). Семенники глубоколопастные, длиною 1 мм при ширине 1,1 мм; они расположены в одной поперечной плоскости в задней четверти длины тела. Короткие vasa efferentia соединяются в относительно широком vas deferens, который тянется вперед по медианной линии до основания половой бурсы, проходит справа от нее, описывая несколько петель (4—5 по данным Егершельда) и затем снова идет назад и входит в основание половой бурсы. Глубоколопастной яичник, достигающий 0,5 мм длины при ширине 1 мм, лежит между семенниками; тельце Мелиса расположено впереди яичника; имеется лауреров канал. Желточники лежат латерально, состоят из 12—16 изолированных фолликулов с каждой стороны; они расположены вентрально относительно кишечных стволов и простираются от переднего края семенников приблизительно до уровня основания половой бурсы. Матка тонкая, сильно скрученная, заходящая латерально за пределы кишечных стволов; она проникает в переднюю половину тела, и доходит приблизительно до $^1/_4$ длины тела от переднего конца. Мышечный метратерм усеян шипами длиною 0,035 мм. Яйца удлиненно-овальной формы 0,025 мм длины снабжены длинными филаментами на обоих полюсах.

Литература: Jögerskiöld, 1891, стр. 1—32; Price, 1932, стр. 45—46.

Ogmogaster antarcticus Johnston, 1931

Синоним: *Ogmogaster plicatus* Leiper et Atkinson, 1915, nec Creplin, 1829

(Рис. 54 и 55)

Хозяева: морские млекопитающие — *Leptonychoies weddeli, Lobodon carcinophaga, Balaenoptera physalus.*

Локализация: кишечник.

Место обнаружения: Антарктика.

Историческая справка. В 1946 году Гельминтологическая лаборатория Академии Наук Союза ССР организовала специальную экспедицию для изучения фауны гельминтов морских млекопитающих, главным образом китообразных, Тихого Океана (нач. экспедиции Н. Г. Ошмарин). Плавучей базой экспедиции явилось китобойное судно «Алеут».

Экспедиция эта зарегистрирована в качестве 260-й Союзной гельминтологической экспедиции.

Среди трематод, обнаруженных в толстом отделе кишок китов *Balaenoptera physalus*, оказался интересный представитель подотряда *Notocotylata — Ogmogaster antarcticus* Johnston, 1931. Эта трематода была найдена единственный раз Австралийской антарктической экспедицией 1911 — 1914 гг. у ластоногих *Leptonychotes weddeli* и *Lobodon carcinophaga* близ берегов земли Георга V. В 1915 году английские исследователи Лейпер и Аткинсон,— изучая эту трематоду, ошибочно приняли ее за *Ogmogaster plicatus* (Creplin, 1829), паразита китообразных *Balaenoptera rostrata*, *B. borealis* и *B. musculus* североатлантического бассейна, и только Джонстон (Австралия) в 1931 г. распознал в ней самостоятельную форму, которая и получила название *Ogmogaster antarcticus*.

В настоящей монографии я приведу вначале типовое описание *Ogmogaster antarcticus* по работе Джонстона от ластоногих, а затем дам несколько измерений экземпляров этого паразита, найденного у кита — финвала 260-й Союзной гельминтологической экспедицией.

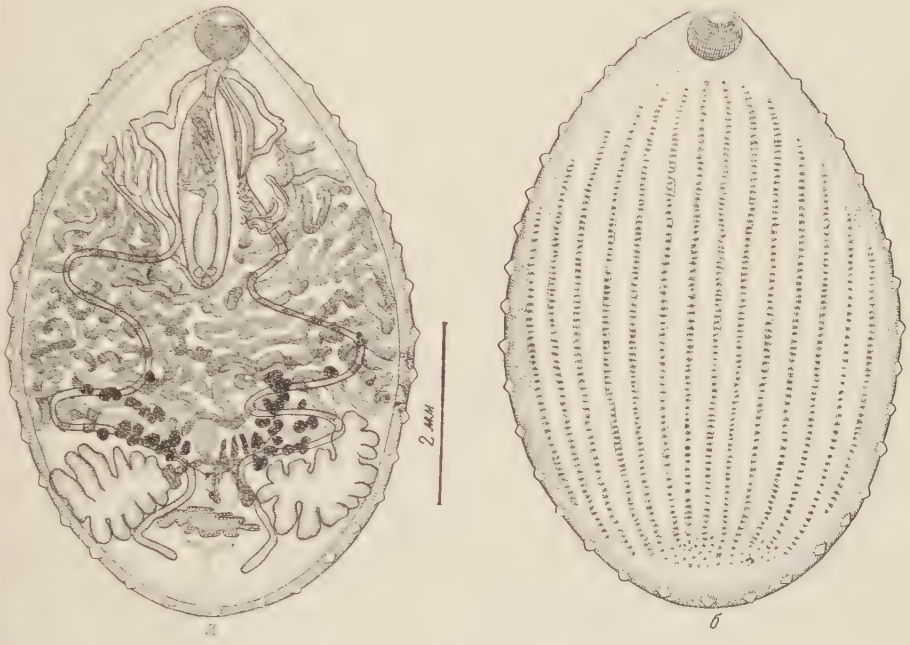
О п и с а н и е в и д а (по Джонстону, 1931). Форма тела изменяется в зависимости от степени сокращения, но у большинства экземпляров вентральная поверхность глубоко вогнута, а края и задний конец симметрично загнуты и завернуты вентрально. При максимальном сокращении тела длина этих паразитов лишь немного превышает его ширину, но у большинства длина достигает 5—6 мм, а ширина 3,5—4 мм. Максимальный наблюдавшийся размер 6,7 × 7,5 мм.

Задний конец тела широко закруглен и шире переднего. Максимальной ширины тело достигает приблизительно на середине своей длины. Свободный край тела образует очень правильные зубцы или лопасти, приблизительно по 18—20 лопастей с каждой стороны, разного размера и формы, в зависимости от степени сокращения. Наиболее крупные из них располагаются латерально, резко уменьшаясь кпереди.

Дорзальная поверхность тела гладкая, более или менее сильно выпуклая, в зависимости от глубины впадины на противоположной стороне тела. Вентральная поверхность пересекается 13 продольными, глубокими бороздками, разделенными между собой выступающими гребнями. Наружные гребни короче центральных. Бороздки между крайними гребнями и краями тела глубже, чем между смежными гребнями. Эти гребни более или менее плоские, широко закругленные на своих свободных концах, достигают 0,15—0,2 мм в поперечнике. Они разделены бороздками глубиною 0,15—0,2 мм и шириною 0,1—0,15 мм, в зависимости от степени сокращения. Спереди гребни не доходят до полового отверстия, а сзади почти достигают заднего конца тела. Медианный гребень спереди подходит под длинную половую бурсу. Лейпер и Аткинсон говорят, что число гребней достигает 14—15.

Ротовая присоска относительно крупная, около 0,5 мм в диаметре; у сократившихся экземпляров она направлена в большей или меньшей степени вентрально, а у вытянутых — вперед. Полость присоски глубокая, суживающаяся при приближении к очень узкому пищеводу. Непосредственно позади рта лежит общее половое отверстие. У многих экземпляров на большое расстояние выпячен длинный, усеянный шипами циррус.

Фаринкса нет, пищевод очень узкий, ясно выраженный. Пищевод разделяется на два кишечных ствола, которые в этом месте несколько расширены и обладают более тонкими стенками, чем в остальной своей части. Кишечные стволы расходятся симметрично, образуя целый ряд извивов,



54

54. *Ogmogaster antarcticus* Johnston, 1931 (по Скрябину, 1953)
а — общий вид; *б* — расположение вентральных желез

из которых первый наиболее широкий, следующий более мелкий, а затем идут снова два широких извива; после этого каждый кишечный ствол проходит вдоль переднего и внутреннего краев соответствующего семенника, образует позади него небольшой извив и приближается к медианной линии, где оба ствола оканчиваются по бокам экскреторного отверстия. Это расположение аналогично наблюдающемуся у *O. plicatus*, за исключением того, что у последнего извивы расположены более равномерно.

Экскреторное отверстие расположено вентрально, субтерминально, между концами кишечных стволов. Оно ведет в пузырь, который вскоре разделяется на два длинных канала, тянущихся вперед, приблизительно параллельно стенкам тела. Они лежат с наружной стороны яичника и проходят под семенниками и маткой, доходя до уровня полового отверстия, где сближаются и, вероятно, соединяются под пищеводом, как это описано у *O. plicatus*. От этого места, с каждой стороны, ближе к стенке тела, идет назад один сосуд, от которого отделяются несколько наружных и внутренних ветвей и тянутся почти до заднего конца тела. Дальнейшее направление этих каналов не установлено.

Семенники симметричные, глубоколопастные, они лежат кнаружи и несколько впереди яичника и достигают 0,7—0,9 × 0,6—0,7 мм. Точка отхождения мужских протоков не установлена, но Джонстон видел крупный пустой vas deferens, сначала идущий более или менее медианно, затем дальше вперед справа от половой бурсы и, наконец, до извилистой части матки. Эта часть мужского протока тоже описывает петли, заворачивая иногда назад и огибая половую бурсу, в которую входит терминально, как у *O. plicatus*. Войдя в половую бурсу, мужской проток становится совсем узким и несколько скрученным, после чего он расширяется, образуя семенной пузырек, за которым следует узкий проток, входящий в циррус. Половая бурса длинная, трубковидная, 1,8 × 0,34 мм, лежит медианно; таким образом, общая ее длина равна приблизительно $^1/_3$ общей длины тела. Втянутый циррус достигает около 0,2 мм ширины. Мышцы стенок половой бурсы сильно развиты. Циррус постепенно суживается от основания к кончику, причем поверхность его усеяна многочисленными широкими шипами, расположенными более или менее кольцеобразно. Основание этих шипов широкое, более или менее округлое, причем шипы возвышаются над поверхностью приблизительно на 0,01 мм. Длина полностью выпяченного цирруса достигает 1,8 мм. Между мускулатурой бурсы и заключенным в ней мужским протоком в ее задней части находятся многочисленные железистые простатические клетки.

Глубоколопастной яичник лежит медианно; он более или менее окружен терминальной частью кишечных стволов. Длина яичника 0,4 мм при ширине около 0,6 мм.

Яйцевод выходит из переднего края яичника и очень скоро соединяется с тельцем Мелиса и общим желточным протоком, после чего переходит на одну сторону тела, образуя маточный проток. Матка образует ряд петель, которые расположены настолько сложно, что матка похожа на широкую сетку, занимающую пространство от переднего края семенников до заднего конца половой бурсы, распространяясь латерально почти до краев тела. Она проходит также вперед, особенно слева, и занимает бо́льшую часть пространства латерально от задних $^2/_3$ половой бурсы. Матка у зрелых экземпляров заполнена огромным количеством мелких яиц.

Терминальная часть матки значительно расширена и образует короткий метратерм приблизительно одинаковой ширины с половой

бурсой. Как и у *O. plicatus*, метратерм снабжен многочисленными мелкими шипами.

Желточники лежат под маткой, занимая относительно узкую поперечную зону впереди тельца Мелиса и семенников и распространяясь приблизительно на $^1/_3$ расстояния между тельцем Мелиса и задним концом половой бурсы. Число желточных фолликулов варьирует и, по данным Лейпера и Аткинсона, может достигать 10—18 с каждой стороны; положение их более или менее симметрично. Протоки расположены, как у *O. plicatus*: два главных канала соединяются непосредственно перед яичником в общем желточном протоке, который проходит через тельце Мелиса, где соединяется с яйцеводом или оотипом. Лауреров канал не был обнаружен.

Яйца мелкие, очень многочисленные, с длинным филаментом на обоих полюсах. Центральная овальная часть яйца 0,02 × 0,012 мм. Общая длина яйца с филаментами около 0,18 мм.

Описание вида (по К. И. Скрябину, 1953)[1]. Мною изучались экземпляры этой трематоды, собранные П. Г. Ошмариным от финвала — *Balaenoptera physalus*, характеризовавшиеся следующими особенностями. Тело у большинства имело правильно яйцевидную форму с несколько более расширенным задним и суженным передним концами. Края тела усажены более или менее симметрично расположенными, треугольной формы, бородавчатыми образованиями, числом около 15—17 с каждой стороны, и одним непарным образованием, лежащим медианно на заднем конце тела.

Вогнутая вентральная поверхность тела характеризуется наличием 13—14 продольно и дугообразно расположенных железистых гребней, задние концы которых, кроме крайних периферических, сходятся в задней части тела, несколько не доходя до его конца. Передняя же граница этих гребней располагается на разном уровне: центральные гребни сдвинуты более кпереди, чем боковые.

Длина тела трематод колебалась в пределах 5,9—6,8 мм при ширине 4,2—4,5 мм в экваториальной зоне. Субтерминальная ротовая присоска имеет почти сферическое очертание и достигает 0,5—0,58 мм в диаметре. Половое отверстие располагается на расстоянии 0,08—0,1 мм от переднего конца тела. Пищевод рудиментарный; кишечные стволы образуют более или менее симметричные змеевидные зигзаги, то приближаясь, то удаляясь от медианной линии по направлению к краям тела. В области расположения половых гонад кишечник образует вначале колено, обращенное в медианном направлении, огибая семенники, расположенные экстрацекально, после чего формирует последнее колено, обращенное в латеральную сторону, и загибается своими слепыми концами снова по направлению к срединной линии.

Семенники вычурно лопастные, лежат в задней четверти длины тела. Длина их колеблется от 1,25 до 1,6 мм, а ширина от 1,25 до 1,4 мм. Лопастной поперечно вытянутый яичник располагается медианно в промежутке между изгибами заднего колена кишечных стволов. Размер яичника достигает 0,35 мм длины и 1,25 мм ширины. Половая бурса локализуется медианно, имеет удлиненно-овальную форму и достигает 2,0—2,3 мм длины при ширине 0,5—0,55 мм. Желточники имеют характер отдельно разбросанных крупных сферических фолликулов,

[1] Публикуется впервые.

55

55. *Ogmogaster antarcticus* Johnston, 1931 (по Скрябину, 1953).
Яйцо с филаментами

занимающих зону в задней третьей четверти длины тела; задние фолликулы желточников примыкают к переднему края семенников. В медианной зоне тела располагаются несколько желточных фолликулов, объединяющие фолликулы, расположенные латерально. Матка образует густое сплетение, занимающее пространство от передних краев семенников до уровня середины половой бурсы. Самый передний участок тела свободен от петель матки.

Яйца характеризуются наличием на обоих полюсах чрезвычайно длинных филаментов. Само яйцо эллипсоидной формы, с широко закругленными полюсами. Длина яиц 0,02—0,023 мм при ширине 0,01—0,012 мм. Длина филаментов достигала свыше 0,5 мм.

Литература: Leiper and Atkinson, 1915, стр. 15; Johnston, 1931, стр. 97—98; Johnston, 1938, стр. 1—9.

Примечание. К семейству *Notocotylidae*, подсемейству *Notocotylinae* я отношу также род *Parapronocephalum* Belopolskaia, 1952.

Обоснование этого будет мною приведено в томе X, в главе, посвященной семейству *Pronocephalidae*.

СЕМЕЙСТВО *NUDACOTYLIDAE* SKRJABIN, 1953[1]

Синоним: *Nudacotylinae* Barker, 1916

Историческая справка

В 1916 году Баркер описал под именем *Nudacotyle novicia* новую трематоду от ондатры, которую он отнес к семейству *Notocotylidae*, обосновав для своего рода *Nudacotyle* новое подсемейство *Nudacotylinae*.

Травассос (1922) описывает второго представителя рода *Nudacotyle* — *N. valdevaginatus* от водосвинки, и открывает у водосвинки новый род и вид трематоды — *Neocotyle neocotyle*, которую относит также к подсемейству *Nudacotylinae*. Этот род *Neocotyle* отличался от *Nudacotyle* иной топографией яичника.

Скрябин и Шульц (1933), обосновывая свой новый подотряд *Notocotylata*, признали правильным точку зрения Баркера на систематическое положение подсемейства *Nudacotylinae* в семействе *Notocotylidae*, рассматривая в составе последнего пять подсемейств: *Notocotylinae*, *Ogmogasterinae*, *Hippocrepinae*, *Ogmocotylinae* и *Nudacotylinae*.

Амиль (Ameel, 1944), расшифровав цикл развития *Nudacotyle novicia*, показал, что: 1) промежуточным хозяином этой трематоды является моллюск *Pomatiopsis lapidaria*; 2) описанная им в 1939 году *Cercaria marilli* является личиночной стадией *Nudacotyle novicia* и 3) *Nudacotyle novicia*, помимо кишечника ондатры, может паразитировать в желчных ходах печени полевого грызуна *Microtus pennsylvanicus pennsylvanicus*.

Анализируя положение подсемейства *Nudacotylinae* в системе трематод, К. И. Скрябин пришел к выводу о необходимости изъять это подсемейство из семейства *Notocotylidae* и выделить его в новое самостоятельное семейство *Nudacotylidae* nov. fam.

Дело в том, что одним из характернейших признаков семейства *Notocotylidae* является расположение половых отверстий в передней части тела, либо впереди от бифуркации кишечника, либо позади бифуркации, но не на далеком от нее расстоянии. Половые отверстия представителей *Nudacotylinae* располагаются совершенно иначе: прежде всего мужское и женское отверстия открываются раздельно, на определенном друг от друга расстоянии, причем лежат они не медианно, а резко сдвинуты в латеральную сторону. Кроме того, локализуются половые отверстия в задней половине тела, близ переднего края левого семенника. В связи с этим топография и остальных внутренних органов нудакотилид резко отличается от представителей типичных *Notocotylidae*. Эти соображения и заставили меня рассматривать нудакотилид в качестве самостоятельного семейства *Nudacotylidae*, входящего в подотряд *Notocotylata* Skrjabin et Schulz, 1933.

---

[1] Публикуется впервые.

Диагноз семейства *Nudacotylidae*

Notocotylata. Небольшие трематоды с толстым телом. Половые отверстия открываются раздельно и располагаются вентрально и латерально в задней части тела. Половая бурса грушевидная, включает небольшую часть семенного пузырька. Желточники в виде хорошо развитых компактных образований, лежат латерально от кишечных стволов и впереди семенников. Матка в виде поперечных петель, простирающихся латерально над кишечными стволами, располагается в передней половине тела. Паразиты кишечника и желчных ходов печени грызунов.

Типичный род: *Nudacotyle* Barker, 1916.

Таблица для определения родов семейства *Nudacotylidae*

1(2). Яичник расположен между семенниками или позади них . . . . . *Nudacotyle* Barker, 1916.

2(1). Яичник расположен впереди семенников . . . . . *Neocotyle* Travassos, 1922.

Род *Nudacotyle* Barker, 1916

Диагноз рода

Nudacotylidae, у которых яичник расположен между семенниками. или позади них

Типичный вид: *Nudacotyle novicia* Barker, 1916.

Таблица для определения видов рода *Nudacotyle* Barker, 1916

1(2) Дно половой бурсы позади семенника, лежащего на соответственной стороне тела . . . . . *Nudacotule valdevaginatus* Travassos, 1922.

2(1) Дно половой бурсы впереди или на уровне соответствующего семенника.

3(4) Половые отверстия на уровне задней трети длины тела . . . . . *Nudacotyle novicia* Barker, 1916.

4(3) Половые отверстия на уровне задней четверти длины тела . . . . . *Nudacotyle tertius* Travassos, 1939.

Nudacotyle novicia Barker, 1916

(Рис. 56 и 56а)

Хозяева: ондатра (*Ondatra zibethica*), род — полевка (*Microtus pennsylvanicus pennsylvanicus*), род — пеструшка (*Synaptomys cooperi cooperi*).

Локализация: кишечник и желчные ходы печени.

Место обнаружения: Южная Америка.

Описание вида. Мелкие, толстые трематоды 0,709—0,899 мм длины и 0,500—0,657 мм ширины. Кпереди тело постепенно суживается. Дорзальная поверхность выпуклая, вентральная — вогнутая. Кутикула гладкая, без шипов. Ротовая присоска субтерминальная, 0,050—0,065 мм в диаметре; фарингс отсутствует; кишечные стволы волнообразные, но без дивертикулов. Половые отверстия находятся у начала задней трети тела. Длина половой бурсы достигает почти $^1/_3$ ширины тела и лежит поперечно

и медианно в передней части задней половины тела. Циррус без шипов. Семенники лежат кнаружи от кишечных стволов в задней пятой части длины тела, 2—5-лопастные. Яичник удлиненный, скрученный или лопастной, лежит в самой задней части тела между семенниками. Тельце Мелиса компактное, находится впереди яичника. Яйца овальные, 0,020—0,024 мм длины и 0,010—0,013 мм ширины, с филаментами на обоих полюсах, длиною в пять раз превышающей длину яйца.

Цикл развития *Nudacotyle novicia*

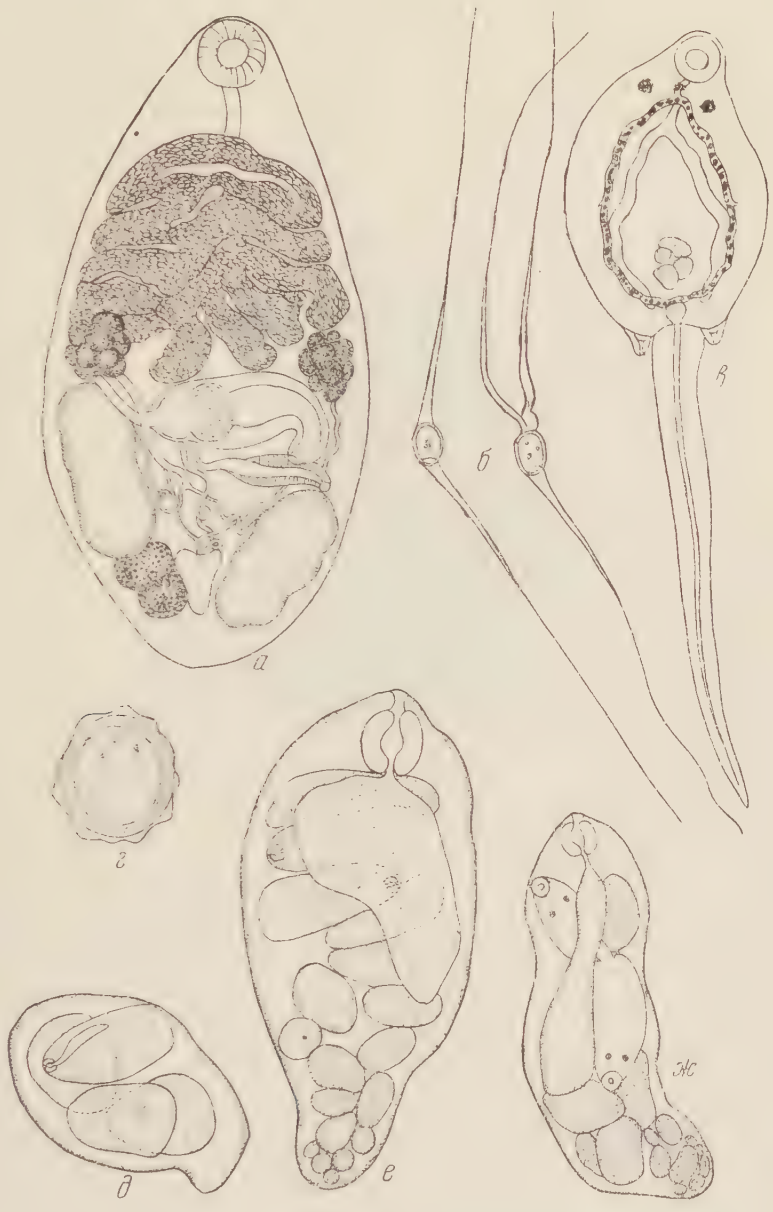
Амиль (1944) опубликовал работу по расшифровке цикла развития этой трематоды. Этот исследователь скармливал различным животным *Cercaria marilli* Ameel, 1939 и получил положительный результат у полевого грызуна *Microtus pennsylvanicus pennsylvanicus*, в желчных протоках которого развились взрослые *Nudacotyle novicia*.

Дочерние редии и церкарии этой трематоды были найдены Амилем еще в 1939 году у естественно зараженного моллюска *Pomatiopsis lapidaria*.

Дочерние редии. Тело пигментировано; терминальное ротовое отверстие открывается непосредственно в мышечный фаринкс. Умеренно объемистый и длинный кишечник простирается до зоны задней трети длины тела. Благодаря тому, что он содержит в себе красновато-коричневые частицы пищи, его легко обнаружить даже под небольшим увеличением. На одну улитку приходилось сравнительно небольшое число дочерних редий. В каждой из десяти зараженных улиток, по данным Амиля, было обнаружено от 8 до 39 редий, т. е. в среднем 24.

Церкарий. *C. marilli* — это моностомный церкарий, имеющий три глазка. Он был обнаружен у 1,2% улиток, собранных в штате Мичиган, и в 55% улиток, собранных в штате Айова. Тело и хвост обладают способностью сильно вытягиваться и сокращаться. Живые церкарии, не подвергнутые давлению покровного стекла, достигают следующих размеров: тело в вытянутом состоянии 0,42 мм, в состоянии сокращения 0,21 мм; хвост в вытянутом состоянии 0,56 мм, в состоянии сокращения 0,28 мм. Церкарии, вышедшие во внешнюю среду естественным образом, имеют три глазных пятна; однако большинство незрелых церкариев лишено медианного глазка. Непрозрачное тело наполнено коричневыми пигментными зернами и цистогенными клетками, содержащими в себе палочковидные элементы цистогенного вещества. Имеются постеро-латеральные локомоторные органы, лишенные шипов. *C. marilli* сходен с церкариями гельминта *Quinqueserialis quinqueserialis* (Barker et Laughlin), описанными Гербером (1942). Однако экскреторные конкременты в экскреторном пузыре у церкариев *Q. quinqueserialis* многочисленны и имеют маленькие размеры, тогда как у *C. marilli* они крупные и их сравнительно мало.

Адолескарии. При помещении моллюсков *Pomatiopsis lapidaria* в плоские сосуды, содержащие воду, церкарии большими партиями выходят во внешнюю среду в течение вечера, ночи и раннего утра. Выйдя из тела моллюсков, они оживленно двигаются в течение короткого периода, после чего приступают к инцистированию. Некоторые церкарии не инцистируются, погибают и опускаются на дно сосуда, где их и можно обнаружить. Инцистирование обыкновенно происходит на растениях или стенках сосуда, но иногда цисты можно найти на поверхностной пленке воды. Если одну из сторон сосуда подвергнуть освещению, то церкарии неизменно инцистируются на этой стороне около поверхности воды. То обстоятельство, что многие моллюски покидают воду спустя короткое время после



56

56. *Nudacotyle novicia* Barker, 1916 (по Амилю, 1944)

а — марита; *б* — яйца с филаментами; *в* — церкарий; *г* — адолескарий; *д* — спороциста; *е* — молодая редия; *ж* — редия с церкариями

56a

56а. *Nudacotyle novicia* Barker, 1916 (по Баркеру, 1916)

пребывания в ней или остаются лишь частично погруженными в нее, указывает на краткость периода, в течение которого церкарии могут выйти во внешнюю среду, после того как моллюски были помещены в воду. В естественных условиях *P. lapidaria* редко приходится наблюдать в воде; обычно этот моллюск встречается на сырой почве, около проточных водоемов. Когда свежесобранные моллюски помещались в воду, то в ту же ночь имело место массовое выхождение церкариев, но уже в последующие ночи во внешнюю среду выходило мало церкариев.

В опытах Амиля группа из 558 моллюсков была помещена в чашки с водой и с салатом в 5 час. 30 мин. вечера; через четыре с половиной часа салат был густо покрыт цистами, и моллюсков вынули из чашек. Три моллюска были обнаружены над поверхностью воды; один из них был окружен 34, другой — 57, а третий — 159 цистами. Очевидно, церкарии вышли в пленку воды, оставленную ползущими моллюсками, и немедленно инцистировались. Вероятно, именно таким образом происходит обычно рассеивание цист по поверхности растений, употребляемых в пищу млекопитающими животными, которые служат хозяевами гельминтов.

Было подсчитано, что эта группа моллюсков дала более 20 000 цист.

Дискообразная циста имеет плоское основание. Приподнятый отдел, в котором содержится личинка, имеет меньший диаметр, чем основание.

Измерение приподнятого отдела десяти цист показало, что размер его диаметра варьирует от 0,112 до 0,126 мм (в среднем 0,117 мм), а основание достигает 0,168—0,182 мм в диаметре (в среднем 0,176 мм).

Экспериментальное скармливание адолескариев показало, что сразу же после инцистирования они способны инвазировать дефинитивного хозяина. При благоприятных условиях они выживают в течение значительного периода времени. Приблизительно 1200 цист, которые в течение 48 дней содержались в холодильнике на салатных листьях, были скормлены полевой мыши; восемь дней спустя в желчном протоке погибшего животного было обнаружено 976 молодых гельминтов.

Опыты заражения адолескариями дефинитивных хозяев. Амиль заражал адолескариями целый ряд млекопитающих и птиц, причем получил положительный результат только у трех видов: ондатры, полевки *Microtus pennsylvanicus pennsylvanicus* и у грызуна-пеструшки *Synaptomys cooperi cooperi*.

Через короткий срок после экспериментального заражения адолескарии, вышедшие из цист, локализовались у *Microtus* исключительно в желчном протоке.

После скармливания 300 цист, через 18 часов у экспериментальной полевки было обнаружено 149 гельминтов в желчном протоке и 7 — в двенадцатиперстной кишке.

Диаметр желчного протока, в норме не достигающий и миллиметра, увеличивается по мере роста находящихся в нем трематод; в конце концов желчный проток превращается в довольно большой мешок желтоватого или розового цвета, причем стенка его становится настолько тонкой, что сквозь нее можно различить содержимое протока. Наибольший диаметр протока достигал 7 мм; в среднем же вздутый желчный проток достигал 5 мм в диаметре. Обычное число зрелых гельминтов, находимых у животного, не погибшего от инвазии, было меньше 150. Однако, в желчном протоке животного, погибшего через восемь дней после скармливания ему 1200 цист, было обнаружено 976 незрелых червей. У другого животного, погибшего через семнадцать дней после заражения, было найдено 269 гельминтов, матки которых были наполнены яйцами.

В течение некоторого времени после того, как гельминты поселяются в желчном протоке, у них сохраняются латеральные глазки и рассеянные участки пигментации на теле. Из двадцати восьми гельминтов девятидневного возраста лишь у одиннадцати экземпляров имелись латеральные глазки, но рассеянные остатки пигментации, присущей церкариям, были у всех. Половая система была полностью развита, но яйца отсутствовали. У десяти гельминтов одиннадцатидневного возраста пигментация была более распространенной, но только у одного из них имелись латеральные глазки. Яйца были обнаружены у шести экземпляров; наибольшее число яиц, приходившихся на один экземпляр, было 11. Наиболее старыми из исследованных были гельминты 64-дневного возраста, у которых наблюдалось заметное снижение плодовитости, выразившееся в том, что их матки содержали в себе лишь незначительную часть того числа яиц, которое присуще гельминтам в два раза более молодым.

Мариты, найденные у полевки (*Microtus pennsylvanicus*). Экземпляры, паразитирующие у полевки в среднем достигают значительно больших размеров, чем экземпляры, паразитирующие у ондатры. Пятнадцать гельминтов, отобранных из группы экземпляров, полученных от полевки достигают от 0,903 мм до 1,407 мм (в среднем 1,123 мм) длины и от 0,462 мм до 0,833 мм (в среднем 0,615 мм) ширины. Десять экземпляров, полученных от естественно зараженной ондатры, достигают от 0,585 мм до 0,735 мм (в среднем 0,661 мм) длины и от 0,315 мм до 0,45 мм (в среднем 0,376 мм) ширины. Описанная Баркером *N. novicia*, обнаруженная им у ондатры, достигала от 0,709 мм до 0,899 мм длины, и от 0,501 мм до 0,657 мм ширины.

Экземпляры *N. novicia*, паразитирующие у полевки, имеют обычно толстое тело с суженным задним концом, а экземпляры, паразитирующие у ондатры, сплющены в дорзо-вентральном направлении, причем вентральная поверхность их тела вогнута, а задний конец усечен.

Яйцо. Через три-четыре недели после заражения хозяина, в его фекалиях появлялись многочисленные яйца *Nudacotyle novicia*.

Яйца имеют янтарную окраску, снабжены крышечкой и несут на себе длинные полярные филаменты. Иногда попадались атипичные яйца с двойным филаментом, находящимся на полюсе, противоположном таковому с крышечкой. В яйцах, вышедших из тела хозяина во внешнюю среду, содержатся мирацидии.

Измерение пятнадцати яиц дало следующие результаты: длина от 0,019 мм до 0,022 мм (в среднем 0,021 мм); ширина — от 0,013 мм до 0,016 мм (в среднем 0,015 мм). Полная длина яйца, включая филаменты, варьировала от 0,469 мм до 0,536 мм (в среднем 0,503 мм). Следует предположить, что яйца должны быть съедены соответствующим моллюском-хозяином прежде, чем произойдет вылупление мирацидия.

Материнская спороциста, развивающаяся в моллюске *Pomatiopsis lapidaria*, достигает следующих размеров: 0,130 × 0,087 мм; 0,119 × 0,098 мм; 0,112 × 0,093 мм. Две материнские спороцисты содержали в себе по четыре развивающихся материнских редии, а остальные — по пяти.

Материнская редия. По истечении трех недель после заражения, в каждой исследованной улитке были обнаружены редии. Эти редии располагались или вдоль кишечника, кпереди от пищеварительной железы, или в самой железе.

Сравнительно большой кишечник материнской редии имеет шарообразную или продолговатую форму; его легко можно рассматривать под

малым увеличением, так как он имеет коричневатую или янтарную окраску, обусловленную содержащимся в нем частицами пищи. Число вполне сформированных дочерних организмов в каждой материнской редии было обычно небольшим. Измерение десяти фиксированных и окрашенных материнских редий, полученных через четыре недели после заражения, дало следующие результаты: длина — 0,14—0,248 мм (в среднем 0,19 мм), ширина — 0,084—0,109 мм (в среднем 0,094 мм.)

Литература: Barker, 1916, стр. 181; Travassos, 1922; Ameel, 1939; Ameel, 1944, стр. 257—263.

Nudacotyle valdevaginatus Travassos, 1922

(Рис. 56б)

Хозяин: водосвинка *(Hydrochoerus capybara)*
Локализация: двенадцатиперстная кишка.
Место обнаружения: Бразилия (Мато Гроссо).

Описание вида (по Травассосу, 1922). Тело 1,3 мм длины и 0,8 мм ширины. Ротовая присоска 0,14—0,15 мм в диаметре. Фаринкс отсутствует. Половая бурса 0,49 мм длины. Семенники 0,19—0,21 мм длины и 0,15—0,16 мм ширины. Яичник 4—6-лопастной, 0,16—0,17 мм в диаметре, лежит между семенниками. Матка находится впереди семенников и бурсы. Яйца с длинными филаментами на полюсах; длина яиц 0,020 мм и ширина 0,008 мм. Желточники из 5—6 фолликулов лежат впереди семенников.

Литература: Travassos, 1922.

Nudacotyle tertius Travassos, 1939

(Рис. 57)

Хозяин: водосвинка *(Hydrochoerus capybara L.)*.
Локализация: тонкие кишки.
Место обнаружения: Бразилия.

Описание вида (по Травассосу, 1939 из Руиш, 1946). Длина тела 0,78—1,11 мм при максимальной ширине 0,42—0,60 мм на уровне зоны желточников. Тело овальное с вогнутой вентральной поверхностью; задняя половина толще передней. Кутикула, повидимому, гладкая. Ротовая присоска субтерминальная, 0,075—0,09 мм в диаметре. Пищевод без фаринкса, 0,09—0,12 мм длины. Кишечные стволы тонкие, очень удаленные от краев тела; они оканчиваются недалеко от заднего конца тела в зоне семенников. Половые отверстия сближены, лежат латерально в зоне семенников. Половая бурса мощная, с сильно развитыми мышцами, около 0,21—0,36 мм длины при максимальной ширине 0,09—0,13 мм; она расположена наискось к длинной оси тела, содержит циррус, простатическую часть и мешковидный внутренний семенной пузырек. Существует также длинный, тонкий наружный семенной пузырек, образующий 2—3 петли впереди зоны семенников. Метратерм, снабженный мощной мускулатурой, лежит наискось по отношению к продольной оси тела, имеет форму запятой и достигает 0,135—0,240 мм длины, при максимальной ширине 0,02—0,03 мм. Резко лопастной яичник расположен позади семенников и в поле того семенника, который лежит на противоположной стороне от полового отверстия; он достигает около 0,15—0,21 мм в диаметре. Тельце Мелиса лежит

между семенниками, впереди яичника. Лауреров канал и семяприемник отсутствуют. Матка состоит из двух ветвей: восходящей и нисходящей, образующих поперечные петли, которые занимают весь участок тела от уровня яичника до ротовой присоски. Яйца с толстыми длинными филаментами на концах, 0,024—0,028 × 0,015—0,016 мм; длина филаментов около 0,1 мм. Желточники состоят из немногочисленных, относительно крупных фолликулов, расположенных кнаружи от кишечных стволов от уровня семенников до половых отверстий. Общая группа желточных фолликулов достигает 0,15—0,21 × 0,105—0,12 мм.

Литература: Travassos, 1939; стр. 160—167; Ruiz, 1946, стр. 272—273.

Род *Neocotyle* Travassos, 1922

Диагноз рода

Nudacotylidae, у которых яичник расположен кпереди от семенников.

Типичный и единственный вид: *N. neocotyle* Travassos, 1922.

Neocotyle neocotyle Travassos, 1922

(Рис. 57а)

Хозяин: водосвинка (*Hydrochoerus capybara*).

Локализация: тонкие кишки.

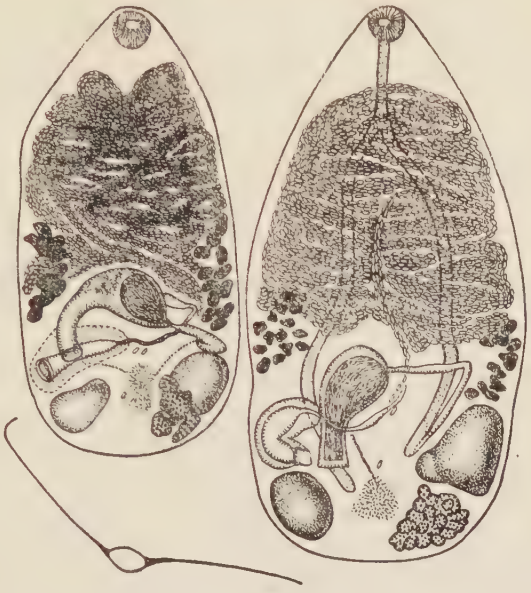
Место нахождения: Бразилия.

Описание вида (по Травассосу, 1922). Тело длиною 1,0—2,6 мм при ширине 0,7—0,9 мм. Ротовая присоска 0,14 × 0,17 мм; фаринкс отсутствует. Половые отверстия открываются латерально в задней половине тела кпереди от семенников. Половая бурса располагается поперечно и достигает 0,43 мм длины. Семенники лопастные, 0,35 × 0,21 — 0,23 мм; яичник глубоколопастной, располагается впереди семенников, достигает 0,35 мм длины и 0,17 мм ширины. Матка находится кпереди от яичника. Яйца, 0,020 мм длины и 0,012 мм ширины, снабжены филаментами 0,056 мм длины. Желточники лежат кнаружи от кишечника, состоят из 11 фолликулов.

Литература: Travassos, 1922, Travassos, 1939.

56 б

56б. *Nudacotyle valdevaginatus* Travassos, 1922 (по Травассосу, 1922)



57

57a

57. *Nudacotyle tertius* Travassos, 1939 (по Травассосу, 1939)
57а. *Neocotyle neocotyle* Travassos, 1922 (по Травассосу, 1939)

СЕМЕЙСТВО *OPISTHOTREMATIDAE* POCHE, 1925

Историческая справка

Похе (1925) обосновал новое семейство *Opisthotrematidae* для двух родов: *Opisthotrema* Fischer, 1883 с типом *Opisthotrema cochleare* Fischer, 1883 и для своего нового рода *Pulmonicola*, который он установил для вида *Opisthotrema pulmonicola* Linstow, 1904.

В 1931 году Травассос и Фогельзанг описывают в качестве нового вида и рода трематоду из носовых полостей ламантина, присваивая им наименование *Cochleotrema cochleotrema*. Прайс (1932), с одной стороны, считает, что род *Cochleotrema* Travassos et Vogelsang, 1931 должен считаться синонимом рода *Opisthotrema* Fischer, 1883, а с другой стороны, Прайс утверждает, что Стайлье и Хассаль (Stiles and Hassall, 1894) ошибочно отнесли одну трематоду к виду *Opisthotrema cochleare* Fischer, 1883 поскольку она должна относиться к виду *Cochleotrema cochleotrema*, описанному Травассосом и Фогельзангом.

Я не согласен с Прайсом в отношении объединения родов *Cochleotrema* с *Opisthotrema* и считаю *Cochleotrema* самостоятельной родовой единицей.

Диагноз семейства *Opisthotrematidae*

Notocotylata. В консервированном виде тело ложкообразно загнуто. Вентральная поверхность и передняя часть дорзальной покрыты шипиками. Головной воротник отсутствует; пищевод тонкий, умеренной длины; кишечные стволы без дивертикулов и не сливаются. Половые отверстия находятся близ заднего конца тела, медианно или почти медианно.

Семенники в задней части тела располагаются симметрично, экстрацекально или интрацекально. Половая бурса длинная, лежит медианно, содержит сильно извитой семенной пузырек и выпячивающийся циррус. Яичник находится немного кпереди от семенников, справа или слева, выемчатый или лопастной. Тельце Мелиса лежит непосредственно позади яичника. Лауреров канал имеется или отсутствует. Желточники слабо развиты, находятся большей частью впереди семенников между кишечными стволами. Семяприемник имеется. Матка длинная, тонкая, имеет восходящий и нисходящий стволы, впереди не достигает кишечной бифуркации, занимает значительную часть центральной зоны тела, ограничена полем между кишечными стволами. Яйца с филаментами на обоих полюсах. Экскреторное отверстие дорзальное, экскреторный пузырь короткий, с латеральными ветвями. Паразиты морских млекопитающих.

Типичный род: *Opisthotrema* Fischer, 1883.

Таблица для определения родов семейства *Opisthotrematidae* Poche, 1925

1(4). Семенники располагаются кнаружи от кишечных стволов.
2(3). Кишечные стволы относительно широкие; их слепые концы направлены кнаружи. Паразиты дюгоня . . . . . *Opisthotrema* Fischer, 1883.
3(2). Кишечные стволы относительно тонкие; их слепые концы направлены медианно. Паразиты ламантинов . . . . . *Cochleotrema* Travassos et Vogelsang, 1931.
4(1). Семенники располагаются кнутри от задних концов кишечника. Паразиты дюгоня . . . . . *Pulmonicola* Poche, 1925.

Род *Opisthotrema* Fischer, 1883

Диагноз рода

Opisthotrematidae, с телом грушевидной формы, с выпуклой дорзальной и вогнутой вентральной сторонами. Кутикула вооружена на вентральной поверхности шипами. Ротовая присоска лежит вентрально, располагаясь недалеко от переднего края тела. Фаринкс отсутствует; тонкий пищевод переходит в довольно широкие кишечные стволы, которые направляются кзади, образуя легкие извивы, и немного не доходят до заднего конца тела. Их слепые концы обращены назад и слегка латерально. Половое отверстие находится на заднем конце тела. Половая бурса длинная, тонкая, содержит тонкий извитой семенной пузырек и длинный тонкий выпячивающийся циррус. Семенники лопастные, лежат на одном горизонтальном уровне экстрацекально в задней части тела. Лопастной яичник лежит слева или справа от медианной линии, кпереди от семенников, от которых отделяется соответственным стволом кишечника. Тельце Мелиса мощно развито. Имеется семяприемник. Лауреров канал имеется или отсутствует. Желточники, расположенные интрацекально, состоят из нежных фолликулов, как бы нанизанных на две веточки, расположенные справа и слева от срединной линии. Матка нежная, тонкая, длинная, мощно извитая, занимает центральную область тела интрацекально. Метратерм тонкий, длинный, слегка извитой. Яйца овальные, несут по одному филаменту на каждом полюсе. Паразиты евстахиевой трубы дюгоня.

Типичный и пока единственный вид: *Opisthotrema dujonis* (Leuckart, 1874) Price, 1932.

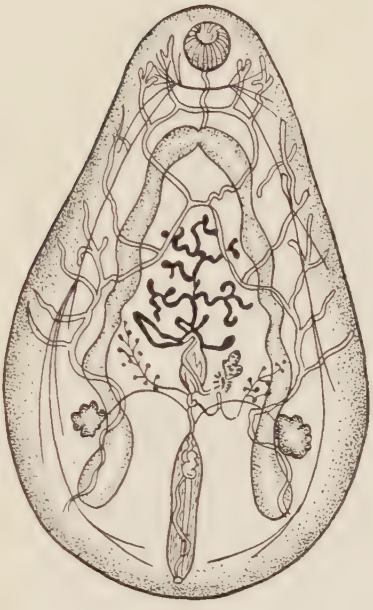
Opisthotrema dujonis (Leuckart, 1874) Price, 1932

Синонимы: *Monostomum dujonis* Leuckart, 1874; *Opisthotrema cochleare* Fischer, 1883

(Рис. 58)

Хозяин: дюгонь *(Halicora dugong)*.
Локализация: евстахиевы трубы.
Места обнаружения: Филиппины, Австралия.

Описание вида (по Прайсу, 1932). Тело грушевидное, длиною 9—11 мм и шириною 5 мм; дорзальная поверхность сильно выпуклая, а вентральная вогнутая, благодаря чему тело имеет ложковидную форму. По данным Фишера, кутикула на вентральной поверхности тела покрыта



58

58. *Opisthotrema dujonis* (Leuckart, 1874) (по Фишеру, 1883)

шипами, а по Джонстону (1913), такие шипы имеются также в передней части дорзальной поверхности. Ротовая присоска лежит вентрально, на расстоянии около 0,46 мм от переднего конца тела; длина ее достигает 0,6 мм, ширина 0,85 мм. Пищевод тонкий, длиною около 1 мм при ширине 0,08 мм. Кишечные стволы относительно широкие, слегка извилистые, оканчивающиеся близ заднего конца тела; их слепые концы слегка расширены и расходятся. Экскреторная система состоит из двух каналов, по одному с каждой стороны, соединенных коммиссурой на небольшом расстоянии позади развилка кишечника и второй такой же коммиссурой приблизительно на середине расстояния между развилком кишечника и задним краем ротовой присоски. Каждый канал имеет латеральные разветвления, тянущиеся до края тела. По данным Фишера, каналы оканчиваются вблизи концов кишечных стволов и, вероятно, открываются наружу отдельно. Половая бурса цилиндрическая, длиною 2 мм при ширине 0,245 мм; она расположена медианно в задней части тела, содержит сильно скрученный семенной пузырек и тонкий выпячивающийся циррус; половое отверстие лежит вентрально, близ заднего края тела. Лопастные семенники достигают 0,25—0,54 мм в диаметре, расположены в одной поперечной плоскости кнаружи от кишечных стволов. Маленький лопастной яичник лежит слева от медианной линии, на небольшом расстоянии впереди семенников. Маленькое тельце Мелиса расположено позади яичника. Проксимальная часть лаурерова канала расширена и образует семяприемник длиною 0,17 мм и шириною 0,057 мм. Слабо развитые желточники состоят из нескольких фолликулов, которые расположены вдоль желточного протока по обеим сторонам интрацекального поля. Тонкая матка занимает пространство между кишечными стволами в средней трети длины тела. На своем пути матка образует целый ряд древовидно расположенных петель. Дистальная часть матки расширена в виде яйцевого резервуара и переходит в тонкий метратерм, выходящий рядом с мужским половым отверстием. Яйца овальные, 0,029 × 0,009 мм, с длинными, тонкими филаментами на обоих полюсах.

Литература: Leuckart, 1874; стр. 419; Fischer, 1883; стр. 1—42; Price, 1932, стр. 50—51.

Род *Cochleotrema* Travassos et Vogelsang, 1931

Историческая справка

В 1931 году Травассос и Фогельзанг описали трематоду *Cochleotrema cochleotrema* от ламантина *Trichechus manatus*.

Прайс (1932) не согласен с Травассосом и Фогельзангом в отношении необходимости создания нового рода для этого вида, считая его принадлежащим к роду *Opisthotrema*. Поэтому он считает род *Cochleotrema* синонимом *Opisthotrema* Fischer, 1883.

Стайльс и Хассалль (1894) исследовали трематод из коллекции Лейди и определили паразитов из носовых полостей ламантинов как *Opisthotrema cochleare* Fischer. Часть их была изучена Прайсом и оказалась видом, описанным Травассосом и Фогельзангом как *Cochleotrema cochleotrema*.

C. cochleotrema, пишет Прайс, по ряду признаков отличается от *O. dujonis* (Leuckart) (= *O. cochleare* Fischer), так что нет никакого сомнения, что это отдельные виды. В частности, *C. cochleotrema* обладает мышечным ободочком, подобным описанному у *Pulmonicola pulmonalis* (Linstow), кишечные стволы тонкие, однородного диаметра, извилистые, со

сходящимися слепыми концами, лауреров канала нет, терминальная часть матки не расширена, в виде яйцевого резервуара. Наоборот, у *Opisthotrema dujonis* тело не имеет мышечного ободка, кишечные стволы не однородного диаметра, слабо извилистые, с расходящимися слепыми концами, имеется лауреров канал, дистальная часть матки расширена в виде яйцевого резервуара.

Я отвергаю точку зрения Прайса на идентичность родов *Opisthotrema* и *Cochleotrema*, считая последний род самостоятельным.

Диагноз рода *Cochleotrema*

Opisthotrematidae с телом круглой формы, окруженным мышечным валиком. Ротовая присоска лежит на вентральной поверхности тела, несколько отступя от переднего его края. Кишечник очень тонкий, образует резко выраженные змеевидные извивы, причем своими слепыми концами они направлены к медианной линии, отделяясь друг от друга длинной, медианно расположенной половой бурсой. Семенники глубоко лопастные, лежат экстрацекально, на одном горизонтальном уровне. Яичник лопастной, сдвинут вправо и располагается кпереди от правого семенника, отделяясь от последнего только соответственным участком кишечного ствола. Желточники состоят из небольшого числа крупных, неравномерно распределенных фолликулов, лежащих медианно в интрацекальной зоне, без дифференцировки на правый и левый желточники. Половое отверстие лежит вентрально на самом заднем конце тела. Лауреров канала нет. Матка состоит из относительно широких петель, образующих розетковидную форму в центральной зоне тела от уровня бифуркации кишечника до яичника. Латеральные петли матки слегка переходят границы кишечных стволов.

Яйца мелкие, с филаментом на обоих полюсах. Паразиты носовых полостей и желудка ламантинов.

Типичный и единственный вид: *C. cochleotrema* Travassos et Vogelsang, 1931.

Cochleotrema cochleotrema Travassos et Vogelsang, 1931

Синонимы: *Amphistomum fabaceum* Leidy, 1891, pro parte, nec Diesing, 1838; *Opisthothrema cochleare* Stiles et Hassall, 1894, nec Fischer, 1883; *Opisthotrema cochleotrema* (Travassos et Vogelsang, 1931), Price, 1932

(Рис. 58а)

Хозяева: ламантины—*Trichechus manatus*, *T. latirostris* (= *Manatus latirostris*).

Локализация: носовые полости и желудок.

Места обнаружения: Северная и Тропическая Америка.

Описание вида (по Прайсу, 1932). Тело овальное, длиною 8,5 мм и шириною 6,5 мм, сильно вогнутое вентрально и выпуклое дорзально. Края тела окаймлены более или менее нежным мышечным ободком шириною около 0,25 мм. Ложковидная форма тела говорит за то, что паразит присасывается к слизистой оболочке всем своим телом, а мышечный край еще усиливает присасывательное действие. Кутикула вентральной поверхности покрыта чешуйковидными шипиками длиною 0,007 мм и шириною 0,004 мм, расположенными неправильно чередующимися рядами. Экскреторное отверстие расположено дорзально, на расстоянии около 0,93 мм от заднего конца тела и окружено мышечным

сфинктером. Экскреторный пузырь трубчатый, длиною около 1 мм и снабжен двумя главными ветвями с каждой стороны, из которых первые находятся на уровне слепых концов кишечных стволов, а вторые на переднем конце пузыря. На небольшом расстоянии позади передних ветвей с каждой стороны отделяются еще две меньшие ветви. Остальная часть экскреторной системы не могла быть детально исследована. Ротовая присоска поперечно овальная, длиною 1 мм и шириною 1,3 мм, с сильно развитыми мышцами; она расположена вентрально, на расстоянии 0,465 мм от переднего конца тела, глубоко вдавлена в паренхиму, лишь слегка возвышаясь над вентральной поверхностью.

Пищевод тонкий, длиною около 0,465 мм; кишечные стволы тонкие, извилистые, шириною 0,155 мм; их слепые концы загибаются к медианной линии. Половая бурса тонкая, длиною около 3 мм, шириною 0,155 мм, расположена на уровне семенников; стенки ее умеренной толщины, с круговыми и продольными мышцами. Семенной пузырек тонкий, сильно скрученный, занимающий базальную треть половой бурсы. Отдельная простатическая часть, очевидно, отсутствует, хотя вдоль дистальной, несколько менее скрученной части семенного пузырька находятся несколько простатических клеток. Циррус тонкий, длиною около 2 мм, невооруженный, выпячивающийся. Половое отверстие расположено вентрально на заднем конце тела, на соединении самого тела с мышечным ободком. Глубоколопастные семенники, достигающие около 0,85 × × 0,62 мм, расположены кнаружи от кишечных стволов, на одном уровне, в задней трети тела. Яичник с неправильными очертаниями, но без глубоких лопастей, диаметром около 0,435 мм; он расположен справа от медианной линии, между кишечными стволами, впереди семенников. Тельце Мелиса состоит из больших грушевидных клеток и расположено медианно и слегка дорзально от яичника. Семяприемник мышечный, более или менее продолговатый, длиною около 0,697 мм при ширине 0,155 мм, расположен дорзально от тельца Мелиса. Лаурерова канала нет. Желточники состоят из относительно немногочисленных, крупных, неправильной формы фолликулов, расположенных в пространстве между кишечными стволами, от середины тела до семенников. Фолликулы не разделяются на две отдельные группы, а образуют одну, более или менее гроздевидную массу. Сильно скрученная матка образует своими петлями кольцеобразную массу, занимающую бо́льшую часть средней зоны тела, причем латерально петли матки слегка заходят за кишечные стволы, но спереди не выходят дальше развилка кишечника. Терминальная часть матки переходит в слегка извилистый метратерм с мышечными стенками, идущий дорзально от половой бурсы и открывающийся рядом с мужским половым отверстием. Яйца овальные, достигают 0,018 × 0,011 мм, светложелтого цвета, с длинным, тонким филаментом на каждом полюсе.

Литература: Travassos et Vogelsang, 1931, стр. 143—147; Price, 1932, стр. 50—51.

Род *Pulmonicola* Poche, 1925

Диагноз рода (по Прайсу, 1932)

Opisthotrematidae. Наружный край тела, за исключением небольшого участка возле присоски, окружен мышечным валиком. Кутикула гладкая, без шипиков. Ротовая присоска лежит вентрально, близ переднего конца тела. Кишечные стволы прямые, одинакового диаметра на всем протяжении,

доходят почти до заднего конца тела. Семенники овальные, цельнокрайные, расположены симметрично на одном горизонтальном уровне, кнутри от кишечных стволов, на уровне их слепых концов. Яичник лежит медианно. Желточники слабо развиты, в виде небольшого числа фолликулов, находятся интрацекально. Паразиты легких дюгоня.

Типичный и единственный вид: *Pulmonicola pulmonalis* (Linstow, 1904) Poche 1925.

Pulmonicola pulmonalis (Linstow, 1904) Poche, 1925.

Синоним: *Opisthotrema pulmonale* Linstow, 1904

(Рис. 59)

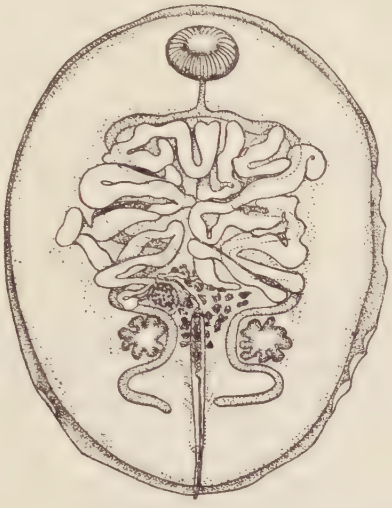
Хозяева: дюгони (*Halicore australe*, *H. dugong*).

Локализация: легкие.

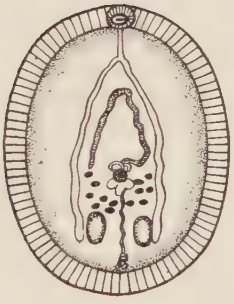
Место обнаружения: Австралия.

Описание вида (по Прайсу, 1932). Тело овальное, длиною 5,13 мм при ширине 3,95 мм. Край тела, за исключением участка, занятого ротовой присоской, модифицирован в виде мышечного ободка. Ротовая присоска расположена на вентральной поверхности тела, на расстоянии 0,33 мм от его переднего края. Пищевод очень тонкий, 0,18 мм длины при ширине 0,028 мм. Кишечные стволы однородного диаметра и заходят в заднюю четверть длины тела. Половая бурса узкая, спирально скрученная в дистальной части; внутри нее лежит сильно скрученный семенной пузырек. Семенники овальные, цельнокрайные, 0,39 мм длины при ширине 0,28 мм; расположены они в одной поперечной плоскости, между кишечными стволами. Маленький яичник лежит медианно, на небольшом расстоянии позади середины длины тела. Тельце Мелиса меньше яичника и расположено непосредственно позади него. Есть семяприемник и лауреров канал. Желточники расположены в зоне между кишечными стволами и состоят из нескольких изолированных фолликулов, лежащих между яичником и семенниками. Тонкая матка лежит между кишечными стволами, занимая у незрелых экземпляров среднюю треть тела, а у зрелых она более скручена и занимает вторую и третью четверти длины тела. Метратерм проходит дорзально от половой бурсы. Половое отверстие находится на заднем конце тела. Яйца достигают 0,16 × 0,009 мм; они желтого цвета, с длинным филаментом на обоих концах.

Литература: Linstow, 1904; Poche, 1925, стр. 213—214; Price, 1932, стр. 55.



58a



59

58a. *Cochleotrema cochleotrema* Travassos et Vogelsang, 1931 (по Прайсу, 1932)
59. *Pulmonicola pulmonalis* (Linstow, 1904) (по Линстову, 1904)

СЕМЕЙСТВО *RHABDIOPOEIDAE* РОСНЕ, 1925

Историческая справка

Это семейство Похе (1925) обосновал для единственного рода *Rhabdiopoeus* с единственным видом *R. taylori*, который был описан С. Джонстоном в 1913 году из кишечника дюгоня (*Halicore dugong*), пойманного в морях Австралии. Это семейство должно быть включено в подотряд *Notocotylata*.

Диагноз семейства *Rhabdiopoeidae*

Notocotylata. Удлиненные трематоды с закругленными передним и задним концами. Тело загнуто в вентральную сторону. Вентральная поверхность тела густо вооружена искривленными крючковидными шипиками. Задняя часть тела имеет крупное вдавление, так называемую полость Джонстона, открывающуюся дорзально, которая заключает девять трубковидных дивертикулов; от основания каждого из них отходит толстый мышечный вырост, который способен выпячиваться и выбрасывать «рабдиты». Ротовая присоска субтерминальная; фаринкса нет, имеется удлиненный пищевод, от которого отходят два боковых кишечных ствола, соединяющихся воедино на заднем конце тела. От кишечной арки в задней части тела отходят в латеральную сторону короткие неветвящиеся отростки.

Брюшная присоска отсутствует. Экскреторный пузырь открывается дорзально; от него отходят четыре продольных ствола, два латеральных и два медианных. Латеральные стволы соединяются друг с другом близ уровня кишечной бифуркации и формируют на всем своем протяжении короткие боковые дивертикулы. Медианные стволы экскреторной системы располагаются в промежутке между кишечными стволами и заканчиваются слепо близ кишечной бифуркации. Половое отверстие открывается сбоку от ротовой присоски. Лопастные семенники лежат в задней половине тела, на одинаковом уровне, кнаружи от кишечных стволов. Между ними медианно находится цельнокрайный яичник. Семяприемник и лауреров канал отсутствуют. Семявыносящий проток занимает медианное положение.

Половая бурса длинная, тонкая, содержит часть семенного пузырька. Тельце Мелиса лежит возле яичника. Желточники слабо развиты, образуют два скопления позади семенников и латерально от концевых отделов кишечной арки. Матка мощно развита, состоит из правильно расположенных поперечных петель, переходящих за границу латеральных стволов кишечника, но не пересекающих латеральных каналов

экскреторной системы. Яйца мелкие, с тонкой оболочкой, снабжены на каждом полюсе длинным филаментом. Паразиты морских млекопитающих — сирен.

Типичный и пока единственный род: *Rhabdiopoeus* S. Johnston, 1913.

Род *Rhabdiopoeus* S. Johnston, 1913

Диагноз рода совпадает с диагнозом семейства.

Типичный и единственный вид: *Rhabdiopoeus taylori* S. Johnston, 1913.

Rhabdiopoeus taylori S. Johnston, 1913.

(Рис. 60 и 61)

Хозяин: дюгонь (*Halicore dugong*).

Локализация: кишечник.

Место обнаружения: Австралия (море близ Квинсленда).

Описание вида (по Джонстону, 1913). Тело удлиненное, ланцетовидное, 22 мм длины и 5 мм ширины, причем передняя часть уже задней. Шипы, сидящие на вентральной поверхности тела, достигают 0,107 мм длины при ширине у основания 0,064 мм. Ротовая присоска 0,733 мм в диаметре. Кишечные стволы кпереди от семенников загибаются в медианном направлении, протискиваются через узкий проход между семенниками, прилегая рядом друг к другу, после чего снова расходятся в стороны, они сливаются вседино, образуя широкую кольцевую кишечную арку. По бокам от этой арки отходит небольшое число коротких слепых боковых отростков кишечника. Задний конец тела характеризуется наличием особого комплексного органа, именуемого нами «полостью Джонстона». Это широкое вдавление, открывающееся дорзально, свод которого снабжен девятью трубковидными дивертикулами: три из них направлены кпереди, а остальные располагаются в виде двух боковых групп, по три справа и слева. Каждый дивертикул содержит по пальцевидному, способному выпячиваться, мышечному, хоботковидному выросту. Половая бурса длинная, тонкая; дно ее располагается по срединной линии на уровне передней четверти длины тела. Половое отверстие располагается на уровне середины длины ротовой присоски, близ ее правого края.

Семенники глубоколопастные, около 2,0 мм длины и 0,94 мм ширины, лежат на границе третьей и задней четверти длины тела. Продольная ось их расположена наискось к оси тела; один семенник от другого подразделен лишь кишечными стволами в месте их медианного сближения. Яичник овальный, 0,89 мм длины и 0,57 мм ширины. Тельце Мелиса 0,82 × 0,49 мм в диаметре. Каждое из боковых скоплений желточников состоит примерно из 50 фолликулов, которые располагаются позади семенников. Матка образует многочисленные поперечные петли, латеральная граница которых лежит в промежутке между кишечными стволами и латеральными каналами экскреторной системы. Яйца достигают 0,026 мм длины и 0,016 мм ширины с длинным филаментом на обоих полюсах.

Литература: Johnston, S. 1913, стр. 361—400; Poche, 1925; Price, 1932, стр. 47—48.

60

60. *Rhabdiopoeus taylori* Johnston, 1913 (по Джонстону, 1913)

61

61. *Rhabdiopoeus taylori* Johnston, 1913 (по Джонстону, 1913)
а — полость Джонстона с рабдитами; *б* — яйцо незрелое; *в* — яйцо зрелое

ЛИТЕРАТУРА ПО ТРЕМАТОДАМ ПОДОТРЯДА *NOTOCOTYLATA*

(Сем. *Notocotylidae*, *Nudacotylidae*, *Opisthotrematidae* и *Rhabdiopoeidae*)

Абласов. 1953. Новая трематода *Notocotylus skrjabini* nov. sp. Сб. работ по гельминтологии, посвящен. 75-летию акад. К. И. Скрябина.

Гинецинская Т. А. 1952. Паразиты пастушковых птиц и поганок Астрах. заповедника. Тр. Ленингр. о-ва естествоиспытателей, т. 71, вып. 4, стр. 54—72.

Горшков Н. Н. 1937. К познанию гельминтофауны домашних гусей Омской и Челябинской областей. Сб. работ по гельминтологии, посвящ. акад. К. И. Скрябину, стр. 191—202.

Дубинина М. Н. 1948. Паразитофауна серого гуся (*Anser anser* L.). Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР, т. 10, стр. 165—188.

Синицын Д. Ф. 1896. Черви — эндопаразиты птиц окрестностей г. Варшавы. Тр. Зоол. лабор. Варш. ун-та, стр. 1—22.

Скворцов А. А. 1934. К изучению гельминтофауны водяных крыс *Arvicola terrestris* L. Вестн. микробиол., эпидемиол. и паразитол. Саратов, т. 13, вып. 4, стр. 317—326

Скрябин К. И. 1913. Vogeltrematoden aus Russisch-Turkestan. Zoologische Jahrbücher. Abt. Syst. Bd. 35, H. 3, SS. 351—388.

Скрябин К. И. 1915. Трематоды уральских птиц. Ежегодн. Зоол. музея АН, т. 20, № 3, стр. 395—417.

Скрябин К. И. 1916. К характеристике гельминтофауны домашних животных Туркестана. Юрьев, стр. 1—80.

Скрябин К. И. 1919. Результаты начального обследования Донской области в гельминтофаунистическом отношении. Тр. О-ва вет. врачей Донской обл., т. I (совместно с Н. П. Захаровым).

Скрябин К. И. 1923. Трематоды домашних птиц. Тр. Гос. ин-та экспер. ветер., т. I, в. 2, стр. 193—256.

Скрябин К. И. 1926. Деятельность двадцати восьми гельминтологических экспедиций в СССР (1919—1925 гг.). Москва, Изд. Гос. ин-та экспер. ветер., стр. 1—296.

Скрябин К. И. и Шульц Р. С. 1931 Трематодология. Москва. Сельхозгиз, стр. 1—47.

Скрябин К. И. 1946. Строительство советской гельминтологии. Москва, Изд. АН СССР, стр. 1—211.

Скрябин К. И. и Шульц Р. С. 1933. Ein neuer Trematode *Ogmocotyle pygargi* n. g. n. sp. aus einem Reh. (*Capreolus pygargus bedfordi* Thomas). Zool. Anzeiger, Bd. 102 n H. 9—10, SS. 267—270.

Скрябин К. И. и Шульц Р. С. 1934. La lutte contre les helminthoses des volailles. Bull. Office Internat. des Epizooties. Paris, vol. 8, pp. 379—413.

Скрябин К. И. и Шульц Р. С. 1935. Борьба с гельминтозами птиц. Тр. Моск. ветер. ин-та, т. I, стр. 3—23.

Скрябин К. И. и Шульц Р. С. 1940. Основы общей гельминтологии. Москва, Сельхозгиз.

Ameel D. J. 1939. Cercariae infecting *Pomatiopsis lapidaria* Say. Amer. Midl. Naturalist, v. 21, № 3, pp. 651—656.

Ameel D. J. 1944. The life history of *Nudacotyle novicia* Barker, 1916 (Trematoda: *Notocotylidae*). Journ. Parasitol., vol. 30, pp. 257—263.

Barker F. D. 1915. Parasites of the American Muskrat (*Fiber zibethicus*). Journ. Parasitol., vol. I, pp. 184—197.

Barker F. D. 1916. A new Monostome Trematode parasitic in the Muskrat with a key to the parasites of the American Muskrat. Trans. Amer. Micr. Soc., vol. 35, pp. 175—184.

Barker F. D. 1922. The parasitic worms of the animals of Bermuda. I. Trematodes. Proc. Amer. Acad. Sci., vol. 57, pp. 213—237.
Barker F. D. and Laughlin J. W. 1911. A new species of trematode from the muskrat, *Fiber zibethicus*. Trans. Amer. Micr. Soc., vol. 30, pp. 261—274.
Baudet E. A. R. F. 1928. Monostomata brj Pluimvee. Tijdschrift voor Diegeneeskunde Deel 55.
Baylis H. A. 1928. A new species of *Notocotylus* (Trematoda) with some remarks on the genus. Ann. a. Mag. Nat. Hist., ser. 10, vol. 2, pp. 582—585.
Baylis H. A. 1931. Correction to the descriptions of two species of *Notocotylus* (Trematoda). Ann. a. Mag. Nat. Hist., ser. 10, vol. 7, p. 507.
Baylis H. A. 1936. A new species of *Notocotylus* (Trematoda) from the water-rail. Ann. a. Mag. Nat. Hist., ser. 10, vol. 17, pp. 474—477.
Bhalerao G. D. 1935. On two new Monostomes (Trematoda) from avian hosts in British India. Indian Jl. Vet. Sci. a. Anim. Husb., vol. 5, No. 1, pp. 1—15.
Bhalerao G. D. 1941. On two helminths of domestic ruminants in India. Proc. Indian Sci. Congr., vol. 27, (Abstr). p. 206.
Bhalerao G. D. 1942. On two helminths of domestic ruminants in India. Parasitology, Cambridge, vol. 34, pp. 133—137.
Bittner H. a. Sprehn C. 1928. Trematodes. In «Biologie der Tiere Deutschlands. Lief 27, Teil 5.
Bovien P. 1942. Trematoda. In Jensen «Zoology of The Faroes vol. I, No. 9A. Copenhagen, pp. 1—8.
Brandes G. 1891. Zum feineren Bau der Trematoden. Zeitschr. Wiss. Zool., Bd. 53, SS. 558—577.
Brandes G. 1892. Revision der Monostomiden. Zentralbl. Bakter., Bd. 12, SS. 504—511.
Braun M. 1889—1893. Trematodes in: Bronn's Klassen und Ordnungen des Tier-Reichs. Bd. 4, Abt. I.
Caballero C. E. 1942. Trematodos de las tortugas de Mexico. II. Descripcion de un nuevo genero de la familia *Pronocephalidae* Looss, 1902 y descripcion de uma nueva especie del genero *Octangioides* Price, 1937. An. Inst. Biol. Mexico, t. 13, pp. 81—90.
Caballero C. E. 1942. Descripcion de un *Paramonostomum* (Trematoda: *Notocotylidae*) encontrado en los patos silvestres del lago de Texcoco. V. An. Inst. Biol. Mexico, t. 13, pp. 91—95.
Caballero C. E. 1943. Trematodos de las tortugas de Mexico III. Descripcion de un nuevo genero de la subfamilia *Cladorchinae* Fischoeder, 1901 y redescription de *Dermatemytrema trifoliata* Price, 1937. An. Inst. Biol. Mexico, t. 14, pp. 161—172.
Cannon D. G. 1938. Some trematode parasites of ducks and geese in Eastern Canada. Canad. Journ. Res. Ottawa Sect. D., vol. 16, pp. 268—280.
Chatterji R. C. 1936. The helminths parasitic in the freshwater turtles of Rangoon. Rec. Ind. Mus. Calcutta, 38, pp. 81—94, 7 figs.
Cohn L. 1904. Helminthologische Mitteilungen. II. Arch. Naturgesch., Bd. 1, SS. 229—251.
Cort W. W. 1914. Larval trematodes from North American freshwater snails. Preliminary report. Journ. Parasitology, v. I, pp. 65—84.
Cort W. W. 1915. Some North American larval trematodes Illinois Biol. Monogr., vol. 1, pp. 447—532.
Creplin F. C. H. 1829. Filariae e Monostomi speciem novam in Balaena rostrata repertam describit. Nov. Acta Acad. Leop. Carol., vol. 14, P. 2, pp. 871—882.
Creplin F. C. H. 1846. Nachträge zu Gurlt's Verzeichnis der Tiere bei welchen Entozoen gefunden worden sind. Arch. Naturgesch. 12 Jahrg., Bd. 1, SS. 129—160.
Creplin F. C. H. 1849. Nachträge zu Gurlt's Verzeichnis der Tiere, bei welchen Entozoen gefunden worden sind. Arch. Naturgesch. 15 Jahrg., Bd. 1, SS. 52—80.
Creplin F. C. H. 1851. Nachträge zu Gurlt's Verzeichnis der Tiere bei welchen Entozoen gefunden worden sind. Arch. Naturgesch. 17 Jahrg., Bd. 1, SS 269—310.
Diesing C. M. 1839. Neue Gattungen von Binnenwürmern. Ann. Wien. Mus. Naturg., vol. 2, pp. 219—242.
Diesing C. M. 1950. Systema Helminthum. Vol. I.
Duthoit C. M. G. 1931. A new species of the Trematode genus *Notocoty'us*. Ann. a. Mag. Nat. Hist., ser. 10, vol. 7, pp. 290—293.

Erickson A. B. 1938. Parasites of some Minnesota *Cricetidae* and *Zapodidae* and a host catalogue of helminth parasites of native American mice. Amer. Midl. Naturalist vol. 20, pp. 575—589.
Faust E. C. 1917. Life history studies on Montana trematodes. Illinois biol. monogr., vol. 4, pp. 1—120.
Faust E. C. 1929. Human Helminthology. A manual for clinicicians, sanitarians and medical zoologists. Philadelphia, pp. 1—618.
Fiebiger J. 1923. Die Tierischen Parasiten der Haus — und Nutztiere. Berlin/Wien, 2 Aufl.
Fischer P. M. 1883. Über den Bau von *Opisthotrema cochleare* nov. gen. nov. sp. Ein Beitrag zur Kenntnis der Trematoden. Dissertation. 42 SS.
Fischer P. M. 1884. Über den Bau von *Opisthotrema cochleare* n. g. n. sp. Zeitschr. f. Wissensch. Zoologie, Bd. 40, Nr. 1, SS. 1—41.
Frölich J. A. 1789. Beschreibungen einiger neuen Eingeweidewürmer. Naturforscher, Bd. 24, SS. 101—162.
Fuhrmann O. 1919. Notes helminthologiques Suisses. II. Revue Suisse de Zool., t. 27. pp. 353—376.
Fuhrmann O. 1928. «Trematoda». Kükenthal's Handbuch der Zoologie, SS. 1—140.
Fukui T. a. Ogata T. 1936. A new Trematode from *Ocadia sinensis*. Botany and Zoology, Tokyo, vol. 4, pp. 1707—1710.
Fukui T. a. Ogata T. 1939. On three species of trematodes from *Ocadia sinensis* (Gray). Vol. Jubil. Yoshida Osaka, vol. 2, pp. 187—202.
Gilbert P. T. 1938. Three new trematodes from the Galapagos marine iguana, *Amblyrhynthus cristatus*. Rep. Hancock Pacific Exp., Part 2, No. 6, pp. 91—106.
Gonzalez Castro J. 1945. *Notocotylus* n. sp. parasito cecal del *Arvicola sapidus*. Rev. Iberica Parasitologia, tomo Extraordinario, pp. 127—149.
Gower W. C. 1938. Studies on the Trematode parasites of ducks in Michigan with special reference to the Mallard. Mich. St. Coll. Exper. Sta. Memoir. 3.
Harper W. F. 1929. On the structure and life history of British freshwater larval trematodes. Parasitology, vol. 21, p. 189.
Harrah E. C. 1922. North American monostomes primarily from freshwater hosts. Illinois Biol. Monogr., vol. 7, pp. 225—324.
Harshe K. R. 1932. On two new species of Trematodes from Allahabad. Allahabad Univ. Stud., vol. 8, No. II, pp. 32—46.
Harwood P. D. 1939. Notes on Tennessee helminths. IV. North American trematodes of the subfamily *Notocotylinae*. Journ. Tennessee Acad. Sci., vol. 14, pp. 332—340, 421—427.
Heinemann E. 1936. Die Parasiten des Hausgeflügels. 6. Parasitische Würmer als Ursache eines Gänsesterbens. Arch. f. Geflügelkunde. Bd. 10, SS. 322—336.
Henry A. 1931. Les parasites et les maladies parasitaires bu Ragondin. Bull. Soc. Nat. Acclim., Paris, 78, 1931, pp. 421—447, 21 figs.
Herber E. C. 1940. The monther sporocysts of three species of monostomes of the genus *Notocotylus* (Trematoda). Journ. Parasitol., vol. 26, Suppl. p. 35.
Herber E. C. 1942. Life history studies on two trematodes of the subfamily *Notocotylinae*. Journ. Parasitol., vol. 28. No. 3, pp. 174—193.
Hoeppli R. 1927. Über Beziehungen zwischen dem biologischen Verhalten parasitischer Trematoden und histologische: Reaktionen des Wirbeltierkörpers. Beihefte z. Arch. f. Schiffs — Tropenhyg., Bd. 31, No. 3, SS. 177—183.
Hsü 1935. Trematodes of fowls in Soochow. Peking Nat. Hist. Bull., vol. 10, pp. 141—150.
Hsü 1937. The life history and morphology of *Macrovestibulum eversum* sp. nov. (*Pronocephalidae*: Trematoda). Trans. Amer. Micr. Soc., vol. 56, pp. 478—504.
Jägerskiöld. L. A. 1891. Über den Bau von *Ogmogaster plicatus* (Creplin). Swensk, Vtensk. Acad. Handl. Stockholm, vol. 24, pp. 1—24.
Johnston S. J. 1913. On some Queensland Trematodes with anatomical observations and descriptions of new species and genera. Quart. Journ. Micr. Sci., vol. 59, pp. 361—400.
Johnston T. H. 1928. New Trematodes from the Australian water hen, *Gallinula tenebrosa*. Rec. S. Austr. Mus. Adelaide, vol. 4, pp. 135—142.
Johnston T. H. 1931. New Trematodes from the Subantarctic and Antarctic. Australian Journ. Exp. Biol. Med. Sci. Adelaide, vol. 8, pp. 91—98.
Johnston T. H. 1938. Report on the parasitic nematodes of the Australasian Antarctic Expedition. Scient. Results Austral. Antarct. Exped. 1911—1914, vol. 10, pp. 1—31.
Jones A. W., Mounts B. W. a. Woolcott G. B. 1945. A pronocephalid trematode from *Pseudemys*. Proc. a. Trans. Texas Acad. Sci., vol. 28, pp. 92—93.

Jones A. W., Mounts B. W. a. Woolcott G. B. 1945. *Macrovestibulum lepneri* n. sp. A morphological and cytological study of a pronocephalid trematode. Journ. Morphol., vol. 77, pp. 285—297.
Joyeux C. 1922. Recherches sur les Notocotyles. *Notocotylus noyeri* chez *Arvicola amphibius*. Bull. Soc. Path. Exot., t. 15, pp. 331—343.
Kobayashi H. 1915. Studies on Japanese endoparasitic Trematodes. Dobuts Z. Tokyo, pp. 1—7; 50—57; 109—116; 180—182; 258—272; 299—311; 365—371, 421—427.
Kobayashi H. 1920. On some digenetic Trematodes in Japan. Parasitology, vol. 12, pp. 380—410.
Kossack W. 1911. Über Monostomiden. Zool. Jahrb. Syst., Bd. 31, SS. 491—590.
Ku C. T. 1937. Two new Trematodes of the genus *Notocotylus* with. a key to the species of the genus. Peking Nat. Hist. Bull., vol. 12, pp. 113—122.
Ku C. T. 1938. New Trematodes from Chinese birds. Peking Nat. Hist. Bull., vol. 13, pp. 129—136.
Lal M. B. 1935. On the morphology of a new species of monostome of the genus *Notocotylus* Diesing, 1839. Proc. Indian Acad. Sci., sect. B, vol. 2, pp. 419—423.
Lal M. B. 1935. A review of the genus *Notocotylus* with description of a new Trematode parasite of *Mareca penelope* from Lucknow. Proc. Indian Acad. Sci. Bangalore-sect. B, vol. 2, pp. 457—466.
Lal M. B. 1936. A review of the genus *Paramonostomum* Lühe, with descriptions of two new species and remarks on the genera of the subfamily *Notocotylinae*. Proc. Indian Acad. Sci., vol. 3, pp. 25—34.
Lal M. B. 1939. Studies in Helminthology. Trematode parasites of birds. Proc. Indian Acad. Sci. Bangalora, Sect. B, vol. 10, pp. 111—200.
Larios I. 1943. Dos especies de trematodos encontrados en el asparato digestivo de avos acuaticas migratorias. An. Inst. Biol., t. 14, pp. 499—506.
Law R. G. a. Kennedy. 1932. Parasites of fur-bearing animals Ontario Depart. Game a. Fish. Bull. 4, 30 pp.
Leidy J. 1891. Notices of some entozoa. Proc. Acad. Nat. Sci. Phila, pp. 234—236.
Leiper R. T. and Atkinson E. L. 1915. Parasitic worms with a note on a free living nematode. British Antarctic Expedition 1910. Nat. Hist. Rep. Zool., vol. 2, No 3, pp. 19—60.
Leuckart R. 1874. Bericht über die wissenschaftlichen Leistungen in der Naturgeschichte der niederen Thiere für die Jahre 1872—1875. Arch. f. Naturgesch., 40, Jahrg., Bd. 40.
Leuckart R. 1881. Zur Entwicklungsgeschichte des Leberegels. Zool. Anzeiger, 4, Jahrg., SS. 641—660.
Linstow O. 1894. Helminthologische Studien. Zeitschr f. Naturwiss., Bd. 28, H. 3, SS. 328—341.
Looss A. 1893. Ist der Laurer'sche Kanal der Trematoden eine Vigina. Zentralbl. Bakt. u. Paras., Bd. 13, N 25, SS. 809—819.
Looss A. 1894. Die Distomen unserer Fische und Frösche. Bibliotheca Zoologica, H. 16.
Looss A. 1896. Recherches sur la faune parasitaire de l'Egypte. Première partie. Mém. Inst. Egypt., t. 3, pp. 1—252.
Looss A. 1899. Weitere Beiträge zur Kenntnis der Trematoden-Fauna Aegyptens, Zugleich Versuch einer natürlichen Gliederung des Genus *Distomum* Retzius. Zool. Jahrb. Syst., Bd. 12, SS. 521—784.
Looss A. 1902. Über neue und bekannte Trematoden aus Sceschildkröten, nebst Erörterungen zur Systematik und Nomenklatur. Zool. Jahrb. Syst., Bd. 16, SS. 411—894.
Lühe M. 1898, Beiträge zur Helminthenfauna der Berberei. Sitz. Ber. Akad. Wiss. Berlin, SS. 619—628.
Lühe M. 1909. Parasitische Plattwürmer in Brauers «Die Süsswasserfauna Deutschlands. 17 Heft. Trematodes.
Luhman M. 1935. Two new Trematodes from the loggerhead turtle (*Caretta caretta*). Journ. Parasitol., vol. 21, pp. 274—276.
Luttermoser G. W. 1935. A note on the life history of the monostome. *Notocotylus urbanensis*. Journ. Parasitol. vol. 21, p. 456.
Lutz. 1928. Estudios de Zoologia e Parasitologia Venezuelanas.
Mackin J. G. 1930. A new Pronocephalid Monostome from a freshwater turtle. Journ. Parasitol., vol. 17, pp. 25—29.
Manter H. W. 1947. The digenetic trematodes of marine fishes of Tortugas, Florida. Americ. Midland Naturalist., vol. 38, No. 2, pp. 257—416.
Mathias P. 1930. Sur le cycle évolutif d'un trématode de la famille des *Notocotylidae* Lühe (*Notocotylus attenuatus* Rud.). C. r. Acad. Sci. Paris, t. 191, pp. 75—77

McIntosh A. and McIntosh G. E. 1934. A new trematode *Notocotylus hassalli* sp. nov. (*Notocotylidae*) from a meadow mouse. Proc. Helminth. Soc. Washington, vol. 1 pp. 36—37.
Mehra H. R. 1932. New Monostomes of the family *Pronocephalidae* with a classification of the family. Proc. Indian Sci. Congr., vol. 19, pp. 260—261.
Mehra H. R. 1932. Note sur le genre *Neopronocephalus* Mehra, 1932, Ann. Parasitol., Paris, t. 10, p. 544.
Mehra H. R. 1932 Classification de la famille des *Pronocephalidae* Looss. Ann. Parasitol. Paris, t. 10, pp. 322—329.
Mehra H. R. 1932. Nouveaux Monostomes de la famille des *Pronocephalidae* des Tortue d'eau douce de l'Inde. Classification de cette famille. Ann. Parasit. Paris t. 10, pp. 225—247.
Mehra R. K. 1939. New Monostomes of the family *Pronocephalidae* Looss, 1902. Proc. Nat. Acad. Sc. India, vol. 9, pp. 99—130.
Moghe M. A. 1932. Two new species of Trematodes from an Indian ruff (*Philomachus pugnax* Gray). Parasitology, Cambridge, vol. 24, pp. 54—59.
Monticelli F. S. 1892. Studi sui trematodi endoparassiti. Sul genere *Notocotyle* Diesing. Boll. Soc. Natural. Napoli, t. 6, pp. 26—46.
Mühling P. 1898. Die Helminthenfauna der Wirbeltiere Ostpreussens. Arch. Naturgesch. Jg. 64, Bd. 1, SS. 1—118.
Neveu-Lemaire M. 1936. Traité de Helminthologie médicale et vétérinaire. Vigot frères Edit. Paris. 1514 pp.
Nicoll W. 1914. Trematode parasites of North Queensland. Part 1. Parasitology, vol. 6, pp. 333—350.
Nicoll W. 1923. A reference list of trematode parasites of British birds. Parasitology, vol. 15, No. 2, pp. 151—202.
Nigrelli R. F. 1940. Observations on trematodes of the marine turtle *Chelonia mydas*. Anat. Rec. Philadelphia, vol. 78, p. 178 (Abstr.).
Nitzsch Ch. L. 1816. Beitrag zur Infusorienkunde oder Naturbeschreibung der Zerkarien und Bazillarien. Neue Schrift d. natf. Ges. Halle.
Noble A. E. 1933. Two new Trematodes from the American coot. Trans. Amer. Micr. Soc., vol. 52, pp. 353—360.
Odhner T. 1905. Die Trematoden des arktischen Gebietes. in Römer u. Schaudinn's Fauna arctica, vol. 4, SS. 291—372.
Odhner T. 1928. Weitere Trematoden mit Anus. Ark. Zool. Stockholm. vol. 20, B, No. 11, 6 pp.
Oguro Y. 1936. Einige neue und bekannte Pronocephaliden aus japanischen Seeschildkröten. Journ. Sci. Hiroshima Univ. Zool., vol. 5, pp. 1—28.
Poche F. 1925. Das System der Platodaria. Arch. f. Naturg. Bd. 91, 458 SS.
Pratt H. S. 1914. Trematodes of the loggerhead turtle (*Caretta caretta*) of the Gulf of Mexico. Arch. Parasitol. Paris, t. 16, pp. 411—427.
Price E. W. 1931. Redescription of two species of Trematode worms from the MacCallum collection with a note on the family *Pronocephalidae*. Proc. U. S. Nat. Mus. Washington, vol. 78, art. 22, pp. 1—10.
Price E. W. 1931. Four new species of trematode worms from the musk-rat, *Ondatra zibethica* with a key to the trematode parasites of the musk-rat. Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 79, art. 4, pp. 1—13.
Price E. W. 1932. The Trematode parasites of marine mammals. Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 81, art. 13, pp. 1—68.
Prudhoe S. 1944. Two new pronocephalid trematodes from Australia. Ann. a. Mag. Nat. Hist., ser. II, vol. II, pp. 481—486.
Rausch R. a. Tiner J. D. 1948. Studies on the parasitic helminths of the North Central States. I Helminths of *Sciuridae*. Americ. Midland Naturalist, vol. 39, No. 3, pp. 728—747.
Rothschild M. 1935. Note on the excretory system of *Cercaria ephemera* Lebour, 1907 (nec Nitzsch). Parasitology, vol. 27, No. 2, pp. 171—174.
Rothschild M. 1936. A note on the variation of certain cercaria (Trematoda). Novitates zoologicae, vol. 40, pp. 170—175.
Rothschild M. 1938. Notes of the classification of cercaria of the superfamily *Notocotyloidea* (Trematoda) with special reference to the excretory system. Novitat. Zool., vol. 41, pp. 75—83.
Royce B. M. 1937. Some trematodes of Pacific North-West birds. Public. Washington Univ. Theses ser., vol. 2, pp. 723—724.
Rudolphi C. 1809. Entozoorum sive vermium intestinalium Historia naturalis. Vol. 2, Pars. I.
Rudolphi C. 1819. Entozoorum Synopsis.

Ruiz I. M. 1944. Consideraçoes sobre a classificaçao das familias *Pronocephalidae* Looss, 1902, a *Notocotylidae* Lühe, 1909. Rev. Brasil. Biol., t. 4, pp. 215—228.
Ruiz I. M. 1946. *Pronocephalidae* (Trematoda). Estudios das especies brasileiras e revisao da familia. Mem. Inst. Butantan, t. 19, pp. 249—372.
Srivastava H. D. 1935. On a new species of *Catatropis* Odhner, 1905, from an Indian fowl *Gallus bankiva* Murghi. Proc. Acad. Sci. Allahabad, vol. 4, pp. 283—287.
Stiles C. W. and Hassall A. 1894. A preliminary catalogue of the parasites contained in the collections of the United States Bureau of Animal industry, United States Army Medical Museum, Biological Department of the University of Pennsylvania (Coll. Leidy) and in coll. Stiles and Hassall. Vet. Mag., vol. I, pp. 245—253; 331—354.
Stiles C. W. and Hassall A. 1908. Index-catalogue of Medical and Veterinary Zoology (Trematoda and Trematode diseases). Hyg. Lab. Bull., No. 37, 401 pp.
Strand E. 1942. Miscellanea nomenclatorica zoologica et palaeontologica. Folia Zool. Hydrobiol. Riga, vol. 11, pp. 386—408 (Vermes pp. 387—388).
Stunkard H. W. 1934. On the Trematode genus *Teleporia* Fukui, 1938. Zool. Anzeiger, Bd. 106, SS. 218—220.
Stunkard H. W. and Dunihue F. W. 1931. Notes of Trematodes from a Long Island duck with description of a new species. Biol. Bull. Woods Hole, vol. 60, pp. 179—186.
Swales W. E. 1933. A review of Canadian Helminthology. Canad. Journ. Res., vol. 8, pp. 468—482.
Szidat L. 1930. Die Parasiten des Hausgeflügels. 4. *Notocotylus* Diesing und *Catatropis* Odhner. Archiv f. Geflügelkunde, Bd. 4, SS. 105—114.
Szidat L. und U. 1933. Beiträge zur Kenntnis der Trematoden der Monostomidengattung *Notocotylus* Dies. Zentralbl. Bakt. I Abt. Orig., Bd. 129, SS. 411—422.
Szidat U. 1935. Weitere Beiträge zur Kenntnis der Trematoden der Monostomidengattung *Notocotylus* Diesing. Zentralbl Bakter., Bd. 133, SS. 265—270.
Szidat U. 1936. Beiträge zur Kenntnis der Trematodengattung *Notocotylus* Diesing. III. *Notocotylus linearis* (Rud. 1819?) n. sp. aus den Blinddärmen des Kiebitz (*Vanellus vanellus*). Zentralbl. Bakt. Bd. 136, SS. 231—235.
Travassos L. 1921. Trematodeos novos II. Brasil — Medico, т. 35, pp. 179—180.
Travassos L. 1922. Informaçoes sobre a fauna helminthologica de Matto Grosso. Folha medica Rio de Jan., t. 3, pp. 187—190.
Travassos L. 1939. Un novo trematodeo parasito da garcas, Ribeiroia insignis n. g. n. sp. Bolet. biol., f. 4, pp. 301—304.
Travassos L. e Vogelsang E. 1930. Pesquizas helminthologicas realisadas em Hamburgo II. Sobre dois trematodeos parasitos de mammiferos. Mem. Inst. O. Cruz. t. 23, pp. 169—171.
Travassos L. e Vogelsang E. 1931. Novo Tipo de trematodes *Opisthotrematidae*. Bolet. biol. R. d. J., No. 19, pp. 143—147.
Tubangui M. A. 1932. Trematode parasites of Philippine vertebrates. V. Flukes from birds. Philippine Journ. Sci. Manila, vol. 47, pp. 369—404.
Tubangui M. A. and Masilungan. 1941. Trematode parasites of Philippine vertebrates. IX. Flukes from the domestic fowl and other birds. Philippine Journ. Sci. Manila, vol. 75, pp. 131—142.
Vigueras I. P. 1935. Sobre la presencia an Cuba de *Diaschistorchis pandus* (Braun) (Trematoda) parasito de *Chelonia imbricata*. Rev. Parasitol. Habana, t. I, pp. 167—168.
Wedl C. 1858. Anatomische Beobachtungen über Trematoden. Sitz. Ber. Akad. Wiss. Wien, math. nat. Cl. Bd. 26, SS. 240—278.
Wesenberg-Lund C. 1934. Contributions to the development of the Trematoda Digenea. Part II. The biology of the freshwater cercariae in Danish fresh waters. Danske Vidensk. Selsk. Skr. Naturw. og Math. Afd. 5, pp. 1—223.
Yamaguti S. 1933. Studies on the helminth fauna of Japan. Part I. Trematodes of birds, reptiles and mammals. Japanese Journ. Zool., vol. 5, pp. 1—134.
Yamaguti S. 1934. Studies on the helminth fauna of Japan. Part 2. Trematodes of fishes. I. Japanese Journ. Zool. vol. 5, pp. 249—541.
Yamaguti S. 1934. Studies on the helminth fauna of Japan. Part 3. Avian Trematodes. II. Japanese Journ. Zool., vol. 5, No. 4, pp. 543—583.
Yamaguti S. 1935. Studies on the Helminth fauna of Japan. Part 5. Trematodes of birds. III. Japanese Journ. Zool. vol. 6, zp. 158—182.

Yamaguti S. 1938. Zur Entwicklungsgeschichte von *Notocotylus attenuatus* (Rud., 1809) und *N. magniovatus* Yamaguti, 1934. Zeitschr. f. Parasitenk., Bd. 10, H. 2, SS. 288—292.
Yamaguti S. 1939. Studies on the Helminth fauna of Japan. Part 27. Trematodes of mammals. Japanese Journ. Zool., vol. 8, pp. 129—210.
Yamaguti S. 1939. Studies on the helminth fauna of Japan. Part 25. Trematodes of birds IV. Japanese Journ. Zool. vol. 8, No. 2, pp. 129—210.
Yamaguti S. 1941. Studies on the helminth fauna of Japan. Part 32. Trematodes of birds. Japanese Journ. Zool., vol. 9, pp. 321—341.
Yamaguti S. a. Mitunage Y. 1943. Trematodes of birds from Formosa I. Trans. Nat. Nist. Soc. Formosa, vol. 33. No. 241, pp. 312—329.
Zeder J. G. H. 1800. Erster Nachtrag zur Geschichte der Eingeweidewürmer mit Zusässen und Anmerkungen herausgegeben. XX÷320 SS. Leipzig.

СЕМЕЙСТВО *GORGODERIDAE*

Looss, 1901

(подсемейства *Phyllodistomatinae* Pigulevsky, 1952
и *Plesiochorinae* Pigulevsky, 1952)

ЧАСТЬ ВТОРАЯ

С. В. Пигулевский

СЕМЕЙСТВО *GORGODERIDAE* LOOSS, 1901

ПОДСЕМЕЙСТВО *PHYLLODISTOMATINAE* PIGULEVSKY, 1952

Диагноз подсемейства[1]

Gorgoderidae. Средней величины трематоды грушевидной или веретенообразной формы. Часть тела червя, лежащая кпереди от брюшной присоски, сужена и большей частью вытянута наподобие конуса, с ротовой присоской на вершине этого конуса. Задняя часть тела червя, лежащая кзади от брюшной присоски, то в большей, то в меньшей степени расширена. Тело паразита сплющено в дорзо-вентральном направлении. Кутикула либо гладкая, либо покрыта поперечными бороздами, снабжена сосочками или волосообразными шипиками. Фиксаторный аппарат представлен двумя, большей частью неодинаковой величины, присосками, расположенными в передней части тела червя.

Пищеварительная система состоит из ротового отверстия, расположенного в ротовой присоске, трубковидного пищевода и простых трубковидных ветвей кишечника. Кишечные стволы либо короткие, либо длинные, слепо заканчиваются на различном расстоянии от заднего конца тела червя; более длинные стволы кишечника сливаются в заднем конце тела паразита, образуя непрерывную дугу. Фаринкс отсутствует, что отличает представителей этого подсемейства от паразитов подсемейства *Anaporrhutinae* Looss, 1901 и подсемейства *Plesiochorinae* Pigulevsky, 1952.

Выделительная система представлена экскреторным отверстием, находящимся в заднем конце тела паразита и большей частью длинным трубковидным экскреторным пузырем. В экскреторный пузырь впадают справа и слева по одному выносящему экскреторному сосуду. Экскреторные капилляры начинаются от пламеневидных клеток, лежащих в паренхиме.

Половая система состоит из одного яичника, парных желточников и парных семенников, расположенных позади брюшной присоски между ветвями кишечника. Семенники цельнокрайные, круглые, овальные или лопастные, лежат либо далеко от заднего конца тела червя, либо близко от него, по диагонали один против другого, либо на одном уровне друг против друга или один за другим. Задний семенник крупнее переднего, и оба семенника крупнее яичника. В этом отношении представители этого подсемейства отличаются от паразитов подсемейства *Gorgoderinae* Looss, 1902, у которых передние семенники крупнее задних, а яичник крупнее

[1] Публикуется впервые.

семенников. Яичник цельнокрайный, овальный или лопастной, лежит всегда на стороне более крупного заднего семенника. Поэтому, при расположении семенников на одном уровне один против другого, задним (или вторым) семенником будет более крупный, лежащий на стороне яичника. Желточники цельнокрайные овальные, лопастные, ветвистые или гроздевидные, расположены на различном расстоянии сзади от брюшной присоски. Яичник, желточники и семенники могут лежать компактно, в непосредственной близости друг от друга, и разреженно, далеко друг от друга, ближе к брюшной присоске или поодаль от нее. Матка находится сзади от брюшной присоски; ее петли лежат между ветвями и кнаружи от ветвей кишечника, а в некоторых случаях петли матки доходят до ротовой присоски. Семяприемник у большинства видов отсутствует, но имеется только у представителя рода *Phyllochorus* Dayal, 1938.

Паразиты мочевого пузыря, мочеточников, почек, полости тела пищевода (?), прямой кишки (?) костистых рыб, хвостатых и бесхвостых амфибий, а также червяг.

Представители данного подсемейства распространены во всех частях света, за исключением Австралии. Однако отдельные роды и виды ограничены более узким ареалом.

Типичный род: *Phyllodistomum* Braun, 1899.

Таблица для определения родов подсемейства *Phyllodistomatinae* Pigulevsky, 1952

1(8). Форма тела грушевидная или ланцетовидная, в поперечном сечении плоская.
2(5). Семенники, яичник и желточники расположены разреженно между брюшной присоской и задним концом тела червя.
3(4). Петли матки доходят сзади до ротовой присоски . . . . . *Dendrorchis* Travassos, 1926.
4(3). Петли матки не доходят сзади до ротовой присоски . . . . . *Phyllodistomum* Braun, 1899.
5(2). Семенники, яичник и желточники расположены компактно возле брюшной присоски, далеко от заднего конца тела червя.
6(7). Тело покрыто волосообразными шипиками и поперечными бороздами. Кишечные ветви сливаются сзади. Семяприемника нет . . . . . *Xystretum* Linton, 1910.
7(6). Тело паразита не покрыто волосообразными шипиками и поперечными бороздами. Кишечные ветви сзади не сливаются, а заканчиваются слепо. Семяприемник есть . . . *Phyllochorus* Dayal, 1938.
8(1). Форма тела вытянутая, ланцетовидная, в поперечном сечении не плоская, а овальная . . . . . *Gorgoderina* Looss, 1902.

Род *Phyllodistomum* Braun, 1899

Синонимы: *Spathidium* Looss, 1899; *Catoptroides* Odhner, 1902; *Microlecithus* Ozaki, 1926; *Vitellarinus* Zmeev, 1936; *Gorgotrema* Dayal, 1938, pro parte.

Историческая справка

Браун (Braun, 1899) из обширного рода *Distomum* выделил ранее описанных Ольфереом (Olfers, 1816), Олссоном (1876) и другими авторами паразитов в самостоятельный род *Phyllodistomum*. Основанием

к выделению *Distomum folium* Olfers, 1816, *D. conostomum* Olsson, 1876, *D. patellare* Sturges, 1897 и *D. cymbiforme* Rudolphi, 1819, послужила своеобразная форма вышеназванных паразитов, обладающих плоским телом, узким впереди и расширенным сзади. Такое строение тела несколько напоминало по форме лист, что и послужило Брауну при выборе родового наименования паразитов, которое он воспроизвел от греческого слова phyllodes (листообразный). Характеризуя свой новый род, Браун ошибочно указывает, что паразиты снабжены мышечным фарингсом. В том же году, но несколько позже Брауна, Лоосс (1899) присвоил этим паразитам другое родовое название *Spathidium*. Но уже в последующих работах (1901, 1902) он признал приоритет Брауна и свел свой род *Spathidium* к синониму рода *Phyllodistomum*. Вместе с тем Лоосс принужден был вывести *Ph. cymbiforme* из рода *Phyllodistomum* и несколько исправить брауновскую характеристику рода. При детальной ревизии семейства *Gorgoderidae* Лоосс установил, что фарингс и семяприемник имеются у родов подсемейства *Anaporrhutinae*, куда он и отнес *Ph. cymbiforme*, выделив его в новый род *Plesiochorus*, тогда как представители подсемейства *Gorgoderinae*, куда вошел и род *Phyllodistomum*, фарингса и семяприемника не имеют.

Большое количество новых видов, описанных в последующее время, привело, в свою очередь, Однера (Odhner, 1902) к выделению еще одного нового рода *Catoptroides*, который, по его данным, разделяемым и Лооссом (1902), характеризуется очень мелкими желточниками и слабо- или глубоколопастными семенниками. Близость обоих родов — *Catoptroides* и *Phyllodistomum* — заставила позже Однера (1911) выступить с дополнительным описанием родовых признаков *Catoptroides*. «К этому роду,— говорит, он,— я отношу тех филлодистом, у которых все половые железы расположены более или менее вместе тотчас же позади брюшной присоски. При этом семенники несомненно или приблизительно находятся на одном уровне тела червя, а желточники лежат не кпереди, но рядом и даже несколько кзади от яичника» (Odhner, 1911). Однако недостаточная обоснованность перечисленных Однером признаков заставила Нибелина (Nybelin, 1926) свести род *Catoptroides* к синониму рода *Phyllodistomum*. Нибелин, перечислив все признаки, выдвигаемые Однером для обоснования рода *Catoptroides*, отвел ему неопределенное в систематическом отношении положение группы (V). Наоборот, последующие авторы — Льюис (Lewis, 1935) и Балерао (Bhalerao, 1937), разделяя точку зрения Нибелина, полностью ликвидировали род *Catoptroides*, не выделив его доже в «группу», как это сделал Нибелин. Попытки выделения новых родов паразитов, близких к филлодистомам, были предприняты и другими авторами. Так, например, Озаки (Ozaki, 1926), обнаружив новый вид трематоды из мочевого пузыря лягушки в Японии, выделил его в род *Microlecithus*. Он приводит следующую характеристику рода: «Средних размеров, вытянутые, отчасти уплощенные черви, около 4 мм длины, с суженным спереди телом и расширенным сзади и посередине. Кутикула гладкая: присоски значительно развиты, но не выдаются. Фарингс отсутствует; пищевод имеется; кишечные ветви простираются до заднего конца тела. Половые отверстия находятся медианно возле переднего края брюшной присоски. Семенники расположены наискось один позади другого в задней половине тела. Циррус и семенной пузырек отсутствуют. Яичник лежит латерально между семенниками и брюшной присоской. Лауреров канал имеется; семяприемник отсутствует. Желточники парные, яйцевидные или эллипсоидные, находятся позади брюшной присоски.

Петли матки заполняют заднюю часть тела от брюшной присоски до заднего конца паразита. Яйца мелкие и многочисленные» (Ozaki, 1926). Приведенная родовая характеристика, за небольшим исключением, совпадает с таковой же рода *Phyllodistomum*. Характеристику нового рода Озаки построил на основании изучения гистологической картины срезов паразита. Однако Ямагути (1934) утверждает, что Озаки, описавший строение трематоды на основании серии срезов, был введен в заблуждение искаженной микроскопической структурой паразита и, по всей видимости, внес неточность в родовую характеристику *Microlecithus*. Ямагути поэтому считает, что род *Microlecithus* должен быть сведен к синониму рода *Phyllodistomum*. Спустя 10 лет после Озаки, Змеев (1936), обнаружив новый вид паразита у сома р. Амура, выделил его в самостоятельный род *Vitellarinus*. Змеев дает следующую характеристику нового рода: «*Gorgoderidae* с узкой передней и широкой задней частью тела. Глотка отсутствует. Узкий пищевод переходит в две ветки кишечника. Брюшная присоска — на месте перехода суженной части тела в расширенную. Лопастные семенники лежат позади яичника. Позади брюшной присоски, впереди яичника, симметрично расположены парные желточники. Желточники состоят из узких, длинных, хорошо выраженных ветвей. Многочисленные изгибы матки помещаются между и вокруг прочих половых органов. Тип *Vitellarinus pavlovskii* n. sp. Этот род отличается от прочих видов семейства *Gorgoderidae* формой желточников» (Змеев, 1936). Однако ветвистые желточники описаны у многих видов подсемейства *Anaporrhutinae*, а у представителей подсемейства *Gorgoderinae* — у видов рода *Xystretum* и *Phyllodistomum*, как, например, *Ph. singulare*, *Ph. acceptum*, *Ph. mogurndae* и др. Помимо этого, общая характеристика рода *Vitellarinus* сходна с таковой рода *Phyllodistomum*. Поэтому нецелесообразно выделять описанный Змеевым вид в отдельный род *Vitellarinus*. Новый вид Змеева необходимо отнести к роду *Phyllodistomum*.

Ревизия видов филлодистом привела некоторых исследователей к построению своих систем данного рода. Все эти системы созданы на разных основаниях, но наиболее полно использованы морфологические признаки видов в системе филлодистом у Нибелина (1926).

Просмотрев материал по филлодистомам, этот автор разделил представителей рода *Phyllodistomum* на пять групп.

«Группа I. Филлодистомы с длинновытянутой задней частью тела и умеренной шириной; ясно отграниченной передней частью тела, лежащей тотчас же кпереди от брюшной присоски и половых отверстий; крупным пальцевидно-лопастным желточником. Половые железы далеко не заполняют пространства между брюшной присоской и стволами кишечника. Передний семенник отделен от впереди лежащего желточника петлями матки; задний семенник расположен далеко кзади от яичника.

Сюда относится только *Phyllodistomum elongatum*.

Группа II. Филлодистомы с расширенной задней частью тела; по большей части резко выделенной передней частью тела; далеко лежащими кпереди от брюшной присоски половыми отверстиями и частью лопастными, частью компактными желточниками. Половые железы мелкие, расположены позади брюшной присоски, между стволами кишечника, далеко не заполняя это пространство. Передний семенник отделен от впереди лежащего желточника петлями матки; задний семенник находится далеко кзади от яичника.

Сюда относятся: *Ph. conostomum* (Olsson), *Ph. acceptum* Looss, *Ph. unicum* Odhner и *Ph. linguale* Odhner.

Группа III. Филлодистомы с сильно расширенной задней частью тела; узкой, наиболее резко отделенной передней частью тела; более или менее далеко лежащими кпереди от брюшной присоски половыми отверстиями и компактными желточниками. Половые железы крупные, расположены кзади от брюшной присоски между ветвями кишечника, пространство между которыми они большей частью заполняют; передний семенник, как правило, лежит вплотную позади желточника на уровне яичника; задний семенник несколько кзади от последнего.

Сюда относятся: *Ph. pseudopholium* Nybelin, *Ph. megalorchis* Nybelin и *Ph. patellare* (Sturges).

Группа IV. Филлодистомы с сильно расширенной задней частью тела и резко обособленной передней частью тела (особенно *Ph. folium*). Половые отверстия расположены далеко спереди от брюшной присоски. Желточники, как правило, компактные. Половые железы мелкие, расположены между ветвями кишечника позади брюшной присоски, далеко не заполняя это пространство. Передний семенник лежит тотчас же кзади от желточника на уровне яичника. Задний семенник, как правило, расположен тотчас же позади переднего семенника.

Сюда относятся: *Ph. folium* (Olfers), *Ph. simile* Nybelin и *Ph. angulatum* Linstow.

Группа V. Филлодистомы с сильно расширенной задней частью тела; узкой, резко отделенной передней частью тела; далеко расположенными кпереди от брюшной присоски половыми отверстиями и компактными, наподобие тутовой ягоды, желточниками. Половые железы мелкие, далеко не заполняют пространства между брюшной присоской и стволами кишечника. Яичник рядом или даже несколько кпереди от желточников. Семенники, как правило, на одном уровне, тотчас же позади желточников.

Сюда относятся: *Ph. spatula* Odhner и *Ph. spatulaeformis* (Odhner)». (Nybelin, 1926).

В основу разделения паразитических червей рода *Phyllodistomum* на группы Нибелин положил следующие признаки: форму передней и задней частей тела червя, положение относительно брюшной присоски половых отверстий, форму и расположение желточников, яичника и семенников. Базируясь на этих признаках, Нибелин, однако, не решился выделить группы в подроды, и не внес, таким образом, коренных изменений в систематику червей рода *Phyllodistomum*.

Спустя десять лет после этого Льюис (Lewis, 1935) выступил в печати со своей системой паразитических червей рода *Phyllodistomum*.

Льюис дает следующую определительную таблицу видов рода *Phyllodistomum*.

1 (2). Тело лопатообразное, ясно отграниченное от передней части («шеи»).
A (*B*). Яичник сбоку от желточников, недалеко от них.
a (*в*). Семенники расположены близко напротив друг друга.
Матка между ветвями кишечника с немногочисленными петлями.
Имеется небольшая задняя выемка.
1 (2). Семенники очень крупные и круглые . . . . . *spatula.*
2 (1). Семенники малые, слаболопастные . . . . . *spatulaeforme.*
в (*a*). Семенники расположены наискось.
Матка кнаружи от кишечных ветвей, с многочисленными петлями, задняя выемка имеется.
Семенники глубоколопастные, расположены далеко друг от друга . . . . . *pytellare*

Семенники очень сближены . . . . . *fausti.*
B (*A*) Яичник кзади от желточников.
a (*в*) Семенники расположены наискось.
1 (2). Матка с многочисленными петлями, обычно расположена кнаружи от кишечных ветвей.
Семенники сближены, глубоколопастные; задняя выемка имеется. Задний край с несколькими желобками . . . . . *superbum.*
Наружный край с желобками . . . . . *megalorchis.*
Семенники не сближены; задняя выемка отсутствует . . . . . *carolina.*
Задняя выемка имеется . . . . . *simile.*
Семенники далеко друг от друга и не отчетливы.
Матка с многочисленными петлями и расположена кнаружи от кишечных ветвей.
2 (1). Матка с немногочисленными петлями, преимущественно между ветвями кишечника; яйца немногочисленные; желточники далеко друг от друга, лопастные . . . . . *staffordi.*
Задние краевые сосочки обычные . . . . . *lacustri.*
Ротовая присоска крупнее брюшной . . . . . *pearsei.*
Брюшная присоска очень крупная; задний край без желобка... . . . . *angulatum.*
Яйца не редкие; желточники крупные, правильные; задняя выемка имеется . . . . . *folium.*
в (*a*) Семенники расположены более или менее по средней линии один за другим, близко к заднему концу . . . . . *americanum.*
2 (1). Тело нелопатовидное; передняя часть не резко отграничена от задней.
A (*B*) Семенники правильно лопастные.
Желточники слегка лопастные; задняя выемка отсутствует . . . . . *conostomum.*
Половые отверстия непосредственно кпереди от брюшной присоски . . . . . *elongatum.*
B (*A*) Семенники неправильно лопастные; желточники с глубокими выемками.
1 (2) Яичник кзади от желточников; желточники с глубокими выемками . . . . . *acceptum.*
2 (1) Яичник близко сбоку от желточников; матка слабо развита; желточники с неглубокими выемками . . . . . *linguale.*
C. Семенники симметричные, яичник против переднего семенника, задняя выемка имеется . . . . . *marinum.*

Балерао (1937), присоединяясь к ранее высказанным взглядам Ямагути (1934) и Нибелина (1926), считает роды *Microlecithus* Ozaki, 1926 и *Catoptroides* Odhner, 1902 синонимами рода *Phyllodistomum* Braun 1899. Одновременно Балерао приводит следующую определительную таблицу видов рода *Phyllodistomum.*

1. Задняя часть тела более или менее похожа на диск и отграничена от сравнительно более узкой передней части 2
Задняя часть тела не похожа на диск и не отграничена от узкой передней части 9
2. Семенники симметричные или расположены несколько наискось . . 3
Семенники явственно лежат наискось 6
3. Семенники в задней половине дискоидальной части . . . . . *P. hunteri* (Arnold, 1934)

Семенники в середине дискоидальной части . . . . . .
. . . . . *P. lacustri* (Loewen, 1929)
Семенники в передней половине дискоидальной части 4
4. Яичник цельнокрайный; семенники симметричные . . . . . .
. . . . . *P. spatula* (Odhner, 1902)
Яичник лопастной; семенники расположены несколько наискось
. 5
5. Желточники на уровне яичника . . . *P. spatulaeforme* (Odhner, 1902).
Желточники несколько кпереди от яичника . . . . . .
. . . . . *P. staffordi* Pearse, 1924.
6. Желточники на уровне яичника . . . . . *P. patellare* (Sturges, 1897).
Желточники кпереди от яичника 7
7. Семенники почти один позади другого . . *P. lohrenzi* (Loewen 1935).
Семенники расположены наискось 8
8. Передняя часть тела явственно разграничена от задней части . . . .
. . . . . *P. simile* Nybelin, 1926.
Передняя часть тела не явственно разграничена от задней части
. . . . . *P. carolini* Holl, 1929
9. Задняя часть тела вытянута 10
Задняя часть тела листообразная 13
10. Семенники цельнокрайные; половые отверстия далеко кпереди от брюшной присоски . . . . . *P. marinum* Layman, 1930
Семенники лопастные, половые отверстия близко от брюшной присоски 11
11. Ротовая и брюшная присоски почти равны . . . . . .
. . . . . *P. elongatum* Nybelin, 1926.
Брюшная присоска почти в полтора раза крупнее ротовой . . . 12
12. Передний семенник вблизи брюшной присоски . . . . . .
. . . . . *P. shandrai* Bhalerao, 1937.
Передний семенник далеко кзади от брюшной присоски . . . . .
. . . . . *P. kajika* (Ozaki, 1926).
13. Передний семенник лежит несколько наискось позади яичника . . .
. . . . . *P. conostomum* (Olsson, 1876).
Передний семенник на уровне яичника 14
Оба семенника позади яичника . . . *P. americanum* Osborn, 1903.
14. Семенники почти симметричны . . . *P. angulatum* Linstow 1907.
Семенники расположены явственно наискось 15
15. Ротовая присоска крупнее брюшной 16
Ротовая присоска меньше или равна брюшной 17
16. Желточники почти пальцевидные . . *P. mogurundae* Yamagati, 1934
Желточники слегка лопастные.
17. Передняя часть тела постепенно переходит в заднюю часть . . . 18
Передняя часть тела сильно сужена по сравнению с задней частью
. 20
18. Желточники почти пальцевидные . . *P. aceptum* Looss, 1901.
Желточники слегка лопастные или цельнокрайные 19
19. Обе присоски одинаковых размеров . . . . . .
. . . . . *P. unicum* Odhner, 1902.
Брюшная присоска крупнее ротовой . . . . . .
. . . . . *P. linguale* Odhner, 1902.
20. Половые железы крупные, почти вытянуты в одну линию, лежат между ветвями кишечника кзади от брюшной присоски . . . 21

Половые железы мелкие и не вытянуты в одну линию, лежат между ветвями кишечника, кзади от брюшной присоски 22

21. Кишечные стволы достигают заднего края тела червя . . . . . *P. megalorchis* Nybelin, 1926.

Кишечные стволы не достигают заднего края тела червя . . . . . *P. parasiluri* Yamaguti, 1934.

22. Семенники очень близко друг от друга . . . . . *P. fausti* Pearse, 1924.

Семенники отделены друг от друга петлями матки 23

23. Обе присоски почти одинаковых размеров . . . . . *P. pseudofolium* Nybelin, 1926.

Брюшная присоска крупнее ротовой 24

24. Задняя часть тела со складками 25

Задняя часть тела цельная . . . . . *P. folium* (Olfers, 1816).

25. Петли матки между ветвями кишечника . . . . . *P. macrobrachicola* Yamaguti, 1934.

Петли матки заходят кнаружи от кишечных стволов . . . . . *P. superbum* Stafford, 1904.

Составляя определительную таблицу филлодистом, Балерао особое внимание уделил расположению и форме семенников и в меньшей мере учитывал структуру яичника, желточников, матки, а также присосок.

В первой из приведенных трех систем все виды рода *Phyllodistomum* Нибелином (1926) разделены на пять групп. В первую группу он отнес паразитов с длинновытянутой формой тела и пальцевидно-лопастными желточниками. Близко к этой группе в системе Нибелина примыкает вторая группа с нерезко расширенной задней частью тела и лопастными желточниками. В противоположность этим двум группам, Нибелин выдвинул три остальные, с резко расширенной дисковидной задней частью тела и компактными или гроздевидными желточниками. Для своего времени эта система являлась наиболее прогрессивной по сравнению с соответствующими разделами в системах Лооса (1902) и Травассоса (1923). Однако она была половинчатой, поскольку Нибелин не решился разделить род *Phyllodistomum* на подроды, основываясь на постоянно повторяющихся признаках — форме тела паразита и строении желточников.

Во второй из вышеприведенных систем — Льюиса (1935) обращено особое внимание на строение и расположение семенников, а также частично матки и яичника.

Льюис также делит всех филлодистом на две большие группы: с расширенной и нерасширенной задней частью тела, но, подобно Нибелину, он не выделяет их в подроды.

Наконец, в последней из приведенных систем — Балерао (1937), разделив филлодистом по форме тела на две группы, как это ранее было сделано Нибелином и Льюисом, также не произвел коренной перестройки всей системы рода *Phyllodistomum*.

Вместе с тем попытки других авторов, как Однера (1902), Озаки (1926) и Змеева (1936), выделить некоторые виды не только в подроды, но и в самостоятельные роды, должны быть учтены при построении системы филлодистом.

При выделении новых родов Однер опирался на топографию половых желез, Озаки — на форму тела червя и Змеев — на строение желточников.

В сущности мнения Нибелина, Льюиса, Балерао, Однера, Озаки и Змеева сходились на том, что филлодистомы отличаются по форме тела, строению желточников и отчасти топографии половых желез.

В связи с этим, в предпринятой нами ревизии рода *Phyllodistomum* мы стремились прежде всего проверить на большом количестве, свыше 2500, просмотренных препаратов различных видов постоянство наиболее часто повторяемых признаков. В результате проделанной работы выяснилось, что только два признака являются стойкими у более чем 40 видов филлодистом: форма тела и структура желточников. У одной группы филлодистом форма тела неизменно была грушевидной и желточники слаболопастные; эта группа являлась паразитами только рыб. У другой, также обладающей грушевидной формой, желточники имели гроздевидное или ветвистое строение; эта группа являлась паразитами рыб и отчасти хвостатых амфибий. У третьей группы форма тела была удлиненно-ланцетовидной, желточники имели глубоко-лопастной характер строения; эта группа являлась паразитами рыб и амфибий. Наконец, у четвертой группы, также с удлиненно-ланцетовидной формой тела, желточники были цельнокрайными, овальными или круглыми; эта группа являлась паразитами амфибий и отчасти рыб.

Соответственно этому я разделил род *Phyllodistomum* Braun, 1899 на четыре подрода: *Phyllodistomum* Pigulevsky, 1952, *Catoptroides* (Odhner, 1902), *Vitellarinus* (Zmeev, 1936), *Microlecithus* (Ozaki, 1926).

Диагноз рода *Phyllodistomum*

Phyllodistomatinae. Трематоды грушевидной или ланцетовидной формы с вытянутым в виде конуса передним концом, где помещается ротовая присоска, и расширенным то в большей, то в меньшей степени задним отделом тела. Границей между передней суженной и задней расширенной частями тела является брюшная присоска. Тело сплющено в дорзо-вентральном направлении. Кутикула гладкая, исчерченная или покрытая мелкими сосочками, более густо расположенными возле ротовой присоски. Фиксаторный аппарат представлен двумя неодинаковыми присосками, из коих брюшная большей частью крупнее ротовой.

Пищеварительная система состоит из ротового отверстия, расположенного в ротовой присоске, трубковидного пищевода и простых трубковидных ветвей кишечника, слепо заканчивающихся на различном расстоянии от заднего конца тела паразита.

Половые железы расположены между ветвями кишечника компактно или разреженно, тотчас же позади брюшной присоски или же далеко кзади от нее. Семенники парные, цельнокрайные, круглые, овальные или лопастные, расположены один против другого, несколько наискось один впереди другого или же по продольной срединной линии червя один за другим. Мужской концевой половой аппарат представлен различно развитой половой бурсой, семенным пузырьком и простатическими железами. Мужское половое отверстие, лежащее рядом с женским, расположено тотчас же кзади от бифуркации кишечника, посередине между ротовой и брюшной присосками, либо вблизи переднего края брюшной присоски. Яичник круглый, овальный или лопастной, расположен на уровне желточников, либо кзади от них, но кпереди от семенников. Желточники круглые или овальные, слабо- или глубоколопастные, гроздевидные или ветвистые, находятся кзади от брюшной присоски, на различном расстоянии от заднего края последней. Петли матки лежат либо между

кишечными ветвями, либо заходят кнаружи от стволов кишечника. Яйца многочисленные.

Паразиты почек, мочевого пузыря и мочеточников, а также полости тела, пищевода (?), желудка (?), прямой кишки (?) костистых рыб, хвостатых и бесхвостых амфибий Северного полушария — в Европе, Азии, Африке и Северной Америке.

Типичный подрод: *Phyllodistomum* (Braun, 1899) Pigulevsky, 1952.

Таблица для определения подродов рода *Phyllodistomum* Braun, 1899

1 (4). Форма тела грушевидная.
2 (3). Желточники не цельнокрайные, ветвистые или гроздевидные . . . . . *Catoptroides* (Odhner, 1902).
3 (2). Желточники цельнокрайные или слаболопастные . . . . . *Phyllodistomum* (Braun, 1899) Pigulevsky, 1952.
4 (1). Форма тела вытянутая, ланцетовидная.
5 (6). Желточники глубоколопастные . . . . . *Vitellarinus* (Zmeev, 1936).
6 (5). Желточники овальные или круглые . . . . . *Microlecithus* (Ozaki, 1926).

Подрод *Phyllodistomum* (Braun, 1899) Pigulevsky, 1952

Диагноз подрода

Phyllodistomum. Паразиты грушевидной формы. Кпереди от брюшной присоски тело червя узкое, вытянутое наподобие конуса, вершина которого находится возле ротовой присоски. Кзади от брюшной присоски тело червя расширено, яйцевидно-овальной формы. Фиксаторный аппарат представлен двумя присосками, из коих брюшная у большинства видов данного подрода крупнее ротовой. Ветви кишечника заканчиваются на разном расстоянии от заднего конца тела паразита, но не слишком далеко от него. Яичник, желточники и семенники лежат более или менее разреженно позади брюшной присоски, между ветвями кишечника. Семенники расположены по диагонали, один позади другого. Задний семенник находится не очень далеко от заднего конца тела червя. Передний семенник находится на уровне яичника. Оба семенника крупные, значительно крупнее яичника, большей частью глубоколопастные. Яичник также большей частью лопастной, расположен сбоку или, чаще, кзади от желточника. Желточники цельнокрайные, овальные или слаболопастные, расположены вблизи заднего края брюшной присоски. Желточники вытянуты либо параллельно, либо перпендикулярно к длинной оси тела червя. Матка находится позади брюшной присоски.

Паразиты почек, мочеточников и мочевого пузыря костистых рыб Северного полушария: Северной Америки, Северной Африки, Европы и Азии. Не встречаются в Южной Америке, Австралии и тропической (центральной и южной) Африке. Отдельные виды ограничены более узким ареалом распространения.

Типичный вид: *Phyllodistomum* (*Phyllodistomum*) *folium* (Olfers, 1816).

Таблица для определения видов подрода *Phyllodistomum* (Braun, 1899)

1(18). Желточники цельнокрайные, овальные.
2 (9). Задняя часть тела сильно расширена.
3 (6). Передняя часть тела сильно сужена и вытянута.
4 (5). Желточники вытянуты перпендикулярно к длинной оси тела червя . . . . . *Ph.* (*Ph.*) *simile* Nybelin, 1926.
5 (4). Желточники вытянуты не перпендикулярно, а параллельно длинной оси тела червя . . . . . *Ph.* (*Ph.*) *megalorchis* Nybelin, 1926.
6 (3). Передняя часть тела не сильно сужена и не вытянута, а короткая и широкая.
7 (8). Задний семенник находится далеко от заднего конца тела червя . . . . . *Ph.* (*Ph.*) *lohrenzi* (Loewen, 1935).
8 (7). Задний семенник находится не далеко от заднего конца тела червя . . . . . *Ph.* (*Ph.*) *wiskowskyi* Pigulevsky, 1953.
9 (2). Задняя часть тела не сильно расширена, сравнительно узкая.
10 (17). Семенники не цельнокрайные, а лопастные.
11 (14). Задний семенник находится далеко от заднего края тела червя.
12 (13). Ветви кишечника короткие . . . . . *Ph.* (*Ph.*) *fausti* Pearse, 1924.
13 (12). Ветви кишечника длинные . . . . . *Ph.* (*Ph.*) *unicum* Odhner, 1902.
14 (11). Задний семенник находится недалеко от заднего края тела червя.
15 (16). Желточники расположены перпендикулярно к длинной оси тела червя . . . . . *Ph.* (*Ph.*) *folium* (Olfers, 1816).
16 (15). Желточники расположены не перпендикулярно, а в косом или параллельном направлении к длинной оси тела червя . . . . . *Ph.* (*Ph.*) *angulatum* Linstow, 1907.
17 (10). Семенники цельнокрайные, округлые . . . . . *Ph.* (*Ph.*) *lesteri* Wu, 1938.
18 (1). Желточники не цельнокрайные, а слаболопастные.
19 (24). Брюшная присоска больше ротовой.
20 (23). Семенники с большими лопастями.
21 (22). Передняя от задней части тела отграничена резко . . . . . *Ph.* (*Ph.*) *superbum* Stafford, 1904.
22 (21). Передняя от задней части тела отграничена не резко . . . . . *Ph.* (*Ph.*) *dogieli* Pigulevsky, 1953.
23 (20). Семенники с небольшими лопастями . . . . . *Ph.* (*Ph.*) *bychowskii* Pigulevsky, 1953.
24 (19). Брюшная присоска не больше, а равна ротовой.
25 (28). Задний семенник находится далеко от заднего конца тела червя.
26 (27). Яичник, желточники и семенники расположены компактно . . . . . *Ph.* (*Ph.*) *pearsei* Holl, 1929.
27 (26). Яичник, желточники и семенники расположены разреженно . . . . . *Ph.* (*Ph.*) *pseudaspii* Achmerow, 1941.
28 (25). Задний семенник находится недалеко от заднего конца тела червя . . . . . *Ph.* (*Ph.*) *pseudofolium* Nybelin, 1926.

Phyllodistomum (*Phyllodistomum*) *folium* (Olfers, 1816)

Синонимы: *Distomum folium* Olfers 1816, nec *D. folium* Rud., 1819; *Phyllodistomum folium* (Olfers, 1816) Braun, 1899

(Рис. 62)

Хозяин: щука (*Esox lucis* из семейства *Esocidae*).

Локализация: мочеточники и мочевой пузырь.

Места обнаружения: Западная Европа (Берлин, Кенигсберг, Боденское озеро, Упсала), СССР (Днепр, Печора, Северная Двина, Волга, Дон, Нева, озера Латвийской ССР, Ладожское и Онежское озера; Обь, Енисей, Иртыш, Лена, озеро Верховое Тобольского округа).

Историческая справка. При исследовании щук в Германии, Ольферс (1816) обнаружил в мочевом пузыре этих рыб паразита, краткую характеристику которого он формулировал следующим образом: «тело сплющенное, полукруглое; шея (передняя часть тела червя — *С. П.*) вытянутая, продолговатозакругленная; присоски округлой формы; брюшная крупнее ротовой. Живет у щуки в мочевом пузыре». По форме тела паразит несколько напоминал лист, благодаря чему Ольферс и назвал его *Distoma folium*.

В последующих работах Рудольфи (Rudolphi, 1819), Дюжарден (Dujardin, 1845) и Дизинг (Diesing, 1850) описали близкий к этому вид у хариуса, гольца и лососевых рыб Западной Европы снова под тем же родовым и видовым наименованием. Только у Дизинга родовое наименование *Distoma* приведено в согласование с видовым, вследствие чего паразит назван — *Distomum folium*. Спустя много лет после Дизинга Чокке (Zschokke, 1884) в Женеве обнаружил подобный вид в мочевом пузыре бычка. Однако описание вида и рисунок паразита вызвали вполне естественное сомнение у Брауна (Braun, 1892) и заставили его предпринять продолжительные поиски, которые в конце концов увенчались успехом. Обнаружив близ Кенигсберга в мочевом пузыре щуки сразу 40 экземпляров филлодистом, Браун смог значительно пополнить данные Ольферса и исправить, как он полагал, ряд анатомических неточностей при описании вида у Чокке. Вместе с тем Браун повторил ту же ошибку, которую допустил и Чокке, указав на наличие у паразита мышечного фаринкса. Изучение данного вида червей привело позже Брауна (1899) к обоснованию нового рода *Phyllodistomum*. Одновременно с Брауном изучением этого вида занялся также и Лоосс (1899). Ему удалось обнаружить в Лейпциге филлодистом, но не в мочевом пузыре, как это было до сих пор, а в мочеточниках рыб. При этом он высказал мысль, что щуку, у которой нашли этого паразита Ольферс и Браун, необходимо считать случайным хозяином; обычными же хозяевами, по его мнению, являются ерши.

У этого вида рыб Лоосс и обнаружил филлодистом, поместив в своей работе изображение червя, которого он ошибочно принимал за типичного представителя *Phyllodistomum folium*. Шестью годами позже русский ученый Синицын (1905) обнаружил филлодистом у карповых рыб — язя, головля, карася, леща, усача, пескаря, плотвы, краснопёрки, жереха и густеры — в окрестностях Варшавы. При этом Синицын не согласился с Лооссом, что паразиты находятся только в мочеточниках, но считал, что они могут быть также и в мочевом пузыре. Этот взгляд Синицына полностью подтвердился исследованиями последующих гельминтологов. Точно так же на основании своих данных Синицын высказал

соображение, что *Phyllodistomum folium* встречается только у карповых рыб, а не у ерша, как полагал Лоосс. Тремя годами позже Лавров (1908) обнаружил этого паразита в мочевом пузыре судака в р. Волге. После Синицына в систематике филлодистом произвел некоторую перестройку Люэ (Lühe, 1909). В качестве типичного вида *Ph. folium* Люэ признал паразита, описанного Лооссом, тогда как паразита, изображенного и описанного Синицыным, он выделил в новый вид и перенес его в новый род *Catoptroides*, незадолго перед тем обоснованный Однером (1902). Вследствие этого паразит, описанный Синицыным под именем *Phyllodistomum folium*, согласно номенклатуре Люэ, стал называться *Catoptroides macrocotyle*. Основанием к подобной перестройке, по мнению Люэ, являлось близкое расположение половых желез от брюшной присоски и небольшие размеры семенников. Точку зрения Люэ по поводу нового вида разделил Травассос (1923). Занд (Zand, 1924), при обнаружении филлодистом у рыб Боденского озера, пересмотрел систематическое положение *Catoptroides macrocotyle* и снова переименовал его в *Ph. folium*, каковое и сохранялось за ним до последнего времени. Наиболее же подробная ревизия видов рода *Phyllodistomum* была произведена Нибелином (1926), который на основании собственных исследований и сравнений паразитов, описанных прежними авторами, пришел к выводу, что черви, обнаруженные Ольферсом, Брауном, Синицыным и самим Нибелином, являются одним и тем же видом — *Phyllodistomum folium*. Паразиты же, описанные Лооссом и Чокке, Нибелин выделил в новые виды, причем лооссовских он назвал *Ph. pseudofolium*, а описанных Чокке — *Ph. simile*. Род *Catoptroides* и вид *Cat. macrocotyle* (= *Ph. macrocotyle*), по мнению Нибелина, вообще должны быть упразднены. Положения, выдвинутые Нибелином, были полностью или частично приняты последующими исследователями: Ямагути (1934), Льюисом (1935), Балерао (1937) и др. Льюис считал *Ph. pseudofolium* идентичным *Ph. folium*.

После Люэ появилась в печати работа Кобаяши (Kobayashi, 1921), который сообщил о нахождении *Ph. folium* у сома в Японии. Несколько позже Попов (1926) нашел *Ph. folium* у лещей р. Дона; Иваницкий (1927) обнаружил этого паразита у щук р. Днепра. Исайчиков (1928) — у щук р. Северной Двины; Быховский (1929) — у щук Волги близ Костромы; Догель и Петрушевский (1933) у сомов Невской губы; Маркевич (1934, 1937, 1949) в ряде работ сообщил о нахождении *Ph. folium* у щук и язей в озерах Ленинградской области, у лещей Западной Двины и щук Днепра; Петрушевский и Быховская (1935) — у рыб Кончозера; Захваткин (1936, 1946, 1951) — у щук р. Камы и р. Тиссы, пескарей и хариуса р. Узень, притока р. Белой; Догель и Быховский (1939) — у сомов Каспийского моря; Османов (1940) — у сомов Черного моря и дельты р. Днепра; Петрушевский (1940, 1948) — у щук Онежского озера и сибирской плотвы р. Оби; Мосевич (1948) — у щук озера Верховое (Тобольский округ); Петрушевский, Мосевич и Щупаков (1948) — у щук, карасей, сибирского ельца и язя р. Оби и Иртыша; Барышева (1949) — у уклеи Ладожского озера; Быховская (1949) — у окуня; Гвоздев (1950) — у рыб оз. Маркакуль; Ахмеров (1941) — у чебака р. Амура.

Однако после Нибелина и вплоть до появления работы Льюиса попыток к ревизии находок паразитов, принадлежащих к *Ph. folium* произведено не было. Льюис же (1935), посвятив свою работу систематическому положению видов рода *Phyllodistomum*, пришел к выводу, что описанный Нибелином *Ph. pseudofolium* как самостоятельный вид не имеет права на существование. Свою мысль Льюис подкрепляет следующими

соображениями. «Сравнение,— говорит Льюис,— хорошо показывает следующую ошибку классификации. Нибелин рассматривает *P. folium* (Olfers) в понимании Лоосса, как самостоятельный вид, и поэтому он выделяет его в новый вид под именем *P. pseudofolium*. Мы принимаем описание Лоосса за подлинный тип вида *folium*. Мы не можем согласиться с Нибелином о разном строении этих двух форм по следующим соображениям: размеры обоих видов приблизительно одинаковы (Лоосс не приводит размеры паразита); размеры и соотношение ротовой и брюшной присосок одинаковы; размеры, форма и расположение семенников также одинаковы; одинаковы, в свою очередь, размеры, форма и расположение желточников и яичников; приблизительно одинакова и длина кишечника у того и другого. Но небольшие вариации могут свободно возникать вследствие сокращения животного под влиянием фиксации. Таким образом, недостаточно устойчивые признаки не дают права на создание нового вида» (Lewis, 1935). В подтверждение приведенных доводов Льюис упоминает об изменчивости в размерах тела червя и относительного положения половых желез у 190 изученных им видов *Ph. superbum*. Данные эти, однако, он не иллюстрирует никаким цифровым или другим материалом собственных исследований. Ознакомившись с вышеизложенной точкой зрения по оригинальным материалам Льюиса и проверив эти данные на большом материале русских исследователей и собственных препаратов, имевшихся в моем распоряжении, я убедился в несостоятельности доводов американского автора. При сравнении обоих видов оказалось, что брюшная присоска у *Ph. folium* и близких к нему групп червей значительно крупнее ротовой, превосходя последнюю в 1,5—2 раза, тогда как у *Ph. pseudopholium* разница в размерах ротовой и брюшной присосок весьма невелика, причем их соотношения таковы: 1 : 1, 1 : 1,2. Желточники у *Ph. folium* цельнокрайные, овальные, а у *Ph. pseudofolium* и близких к нему групп червей нецельнокрайные, а слаболопастные. Наконец, половое отверстие у *Ph. folium* расположено ближе к бифуркации кишечника, тогда как у *Ph. pseudofolium* почти посередине между бифуркацией кишечника и передним краем брюшной присоски. Поэтому говорить о сходстве этих двух видов, сводя *Ph. pseudofolium* к синониму *Ph. folium*, как это делает Льюис, нет никаких оснований. Необходимо отметить, что и другие гельминтологи также не разделяют взглядов Льюиса по этому вопросу. Балерао (1937), которому работа Льюиса была знакома, тем не менее признает *Ph. pseudofolium* за самостоятельный вид и приводит его в своей определительной таблице. Попутно необходимо отметить, что Льюис в своей работе нарушил международные номенклатурные правила произвольным установлением нового типичного вида *Ph. folium*, приняв за таковой не вид Ольферса, впервые его описавшего, а вид Лоосса, который является типичным для *Ph. pseudofolium*.

Наконец, вопрос, поднятый Лооссом и Синицыным об адаптации *Ph. folium* к определенным семействам дефинитивных хозяев, не привлек к себе должного внимания остальных исследователей. Между тем вопрос этот важен в суждении о видовой изменчивости *Ph. folium*. Поэтому нами была проделана ревизия находок *Ph. folium* и близких к нему видов путем изучения материалов и препаратов паразитов, предоставленных в мое распоряжение различными исследователями. Просмотрев около 1500 препаратов филлодистом от различных дефинитивных хозяев из разных водоемов Евразии, я смог в результате этой работы разделить всех паразитов, близких к *Ph. folium*, на четыре группы. К первой группе были отнесены паразиты небольших размеров, в 1—2 мм длины, у которых брюш-

ная присоска никогда не превышает ротовую более чем в 1,2—1,5 раза, но не равна ротовой, и у которой желточники всегда цельнокрайные, овальные. Эта группа червей является паразитами щуковых рыб.

Ко второй группе были отнесены черви вдвое крупнее первых, до 3—4 мм длины, у которых брюшная присоска превышает ротовую в 1,5—2 раза и даже несколько более; желточники неправильно-овальной формы, с небольшими лопастями. Эта группа червей является паразитами карповых рыб.

К третьей группе — паразитов в 2—2,3 мм длины, у которых брюшная присоска в 1,5 раза превышает ротовую, желточники неправильно-овальные или слаболопастные и слаболопастные яичник и семенники. Паразиты лососевых рыб, хариуса, налима и уклеи. Наконец, к четвертой группе относятся паразиты средних размеров, в общем до 2—2,5 мм длины, у которых брюшная присоска более или менее равна ротовой; желточники неправильной овальной формы, с небольшими лопастями. Яичник и семенники глубоколопастные. Паразитируют преимущественно у окуневых рыб. Соответственно этим данным, я разделяю *Ph. folium* на четыре вида: *Ph.* (*Ph.*) *folium Ph.* (*Ph.*) *dogieli*, *Ph.* (*Ph.*) *bychowskii* и *Ph.* (*Ph.*) *pseudofolium*.

Ph. (*Ph.*) *folium* (Olfers, 1816), паразит щуки, был обнаружен Ольферсом (Берлин, 1816), Брауном (Кенигсберг, 1892), Зандом (Боденское озеро, 1924), Нибелином (Упсала, 1926), Иваницким (Днепр, 1927), Исайчиковым (Чабаркуль, 1928), Быховским (Печора, 1929), Гнединой и Савиной (Северная Двина, 1930, диагносцирован авторами как *Ph. pseudofolium*), Маркевичем (Ленинградская область, 1934; Днепр, 1949), Захваткиным (Кама, 1936; Тисса, 1951), Петрушевским (Онежское озеро, 1940), Бауером (Лена и Енисей, 1948), Мосевичем (оз. Верховое, Тобольск, 1948), Петрушевским, Мосевичем и Щупаковым (Обь, Иртыш, 1948) и мною (Нева, Ладожское озеро, Онежское озеро, Волга, Обь).

Ph. (*Ph.*) *pseudofolium* Nybelin, 1926, паразит окуневых рыб, был обнаружен Лооссом (Лейпциг, 1894), Лавровым (Волга, 1908), Маркевичем (Юксово, 1937; Днепр, 1949); один экземпляр был найден мной среди коллекций ВНИОРХ из мочевого пузыря ерша без указания на этикетке места обнаружения, и другой — при исследовании ершей Невы.

Ph. (*Ph.*) *bychowskii* был обнаружен у лососевых рыб и хариусов в Западной Европе Рудольфи (1819), Дюжарденом (1845), Дизингом (1850), в СССР Дубининым (Северная Двина, 1936) и Захваткиным (Узень, приток Белой, 1946). В двух последних работах этот вид диагностирован как *Ph. folium*. Наконец, среди коллекций ВНИОРХ этот же вид мной обнаружен среди сборов Шульмана у налима оз. Резна (Латвия), Барышевой (1949) у уклей Ладожского озера и мной у уклеи Невы. Находки данного вида у лососевых рыб, хариуса, налима и уклеи, перечисленные выше, отличаются от *Ph. pseudofolium* более крупными размерами брюшной присоски и неправильно-овальными или слаболопастными желточниками и слаболопастными семенниками, вследствие чего считаю необходимым выделить их в новый вид *Ph.* (*Ph.*) *bychowskii*.

Наконец, последний вид *Ph.* (*Ph.*) *dogieli* nov. sp., паразит карповых рыб, обнаружен Синицыным (Варшава, 1905), Поповым (Дон, 1926), Маркевичем (озера Ленинградской обл., 1934, 1937), Захваткиным (Узень, приток Белой, 1946), Петрушевским, Мосевичем, Щупаковым (Обь, Иртыш, 1948).

К перечисленным выше данным о нахождении этих трех видов филлодистом в различных водоемах можно прибавить работы Гвоздева

(оз. Маркакуль, 1950), Петрушевского и Быховской (Кончозеро, 1935). С этими работами я знаком только по литературным данным, но не имел возможности просмотреть препараты самих паразитов.

Что же касается обнаружения *Ph. folium* у сомовых рыб, то во всех тех случаях, где мне пришлось просмотреть препараты самих паразитов, таковые оказались видами, далекими от вышеназванного. У паразитов сомовых рыб желточники имеют более или менее хорошо выраженное глубоколопастное строение, чего не наблюдается у *Ph. folium*. В связи с этим находки Кобаяши (1921) у *Pseudobagrus auranticus* в Японии, Догеля и Петрушевского (1933) у *Silurus glanis* в Невской губе, Догеля и Быховского (1939) у того же вида в Каспийском море и Османова (1940) у того же вида в Черном море, несомненно, нужно выделить из *Ph. folium*. В одной из вышеназванных работ сами авторы — Догель и Быховский (1939) — также сомневаются в найденном ими виде: «По всей вероятности, — пишут они,— это *Ph. folium*, хотя с полной уверенностью этого сказать нельзя». Препараты Османова мне не удалось найти; а по сообщению проф. В. А. Догеля, эти препараты Османовым утеряны. Препараты же филлодистом из мочевого пузыря сомов, переданные мне доктором Г. К. Петрушевским, представляли собой новый вид. Все ранее описанные паразиты сомов Дальнего Востока (Змеев, 1936, Ахмеров, 1941), Японии (Ямагути, 1934), Северной Америки (Пирс; 1924; Холл, 1929; Левен, 1929; Арнольд, 1934; Стильмен, 1938) и Северной Африки (Однер, 1902) оказались новыми видами с хорошо выраженными лопастными желточниками. Несомненно, филлодистомы сомов являются совершенно своеобразной группой видов, которая поэтому и выделена из вида *Ph. folium*.

В заключение необходимо остановиться на данных, приведенных Льюисом (1935). Этот автор на табл. XX рис 5 своей работы без описания вида привел изображение найденного в Северной Америке у окуня Стэффордом паразита, длиной 2 мм с одним крупным неправильно-овальным и другим трехлопастным желточником и отнес его к *Ph. folium*.

В соответствии с вышеизложенными положениями этот паразит должен быть выделен из вида *Ph. folium* с которым он ничего общего не имеет. Ближе всего этот паразит стоит к *Ph. superbum* и, повидимому, является вариететом этого вида.

Таким образом, на основании проведенной ревизии паразитов, ранее описанных как *Ph. folium*, выяснилось, что эта группа сборная и включает ряд самостоятельных видов, смешиваемых прежними исследователями. Лоосс (1894, 1899) был одним из первых гельминтологов, который не принял во внимание указание Ольферса (1816) на обнаружение *Ph. folium* у щуки и, не проделав ревизии прежних находок, в качестве типичного вида привел рисунок паразита, найденного им у ерша. Мало того, он даже пытался доказать, что щука не является специфическим хозяином для данного вида. Авторитет Лооса являлся на протяжении более чем 50 лет серьезным тормазом для объективного решения вопроса о систематическом положении находок паразитов, близких к *Ph. folium* у различных хозяев. Русский ученый Синицын (1905) вполне основательно выступил против некоторых положений Лооса, но также не решил вопроса о специфичности хозяев *Ph. folium*. Тем не менее работа Синицына явилась для нас существенной отправной точкой при определении видовой самостоятельности паразитов, близких к *Ph. folium*. После Синицына пересмотром филлодистом занялся Нибелин (1926), в заслугу которого необходимо поставить выделение *Ph. pseudofolium* в самосто-

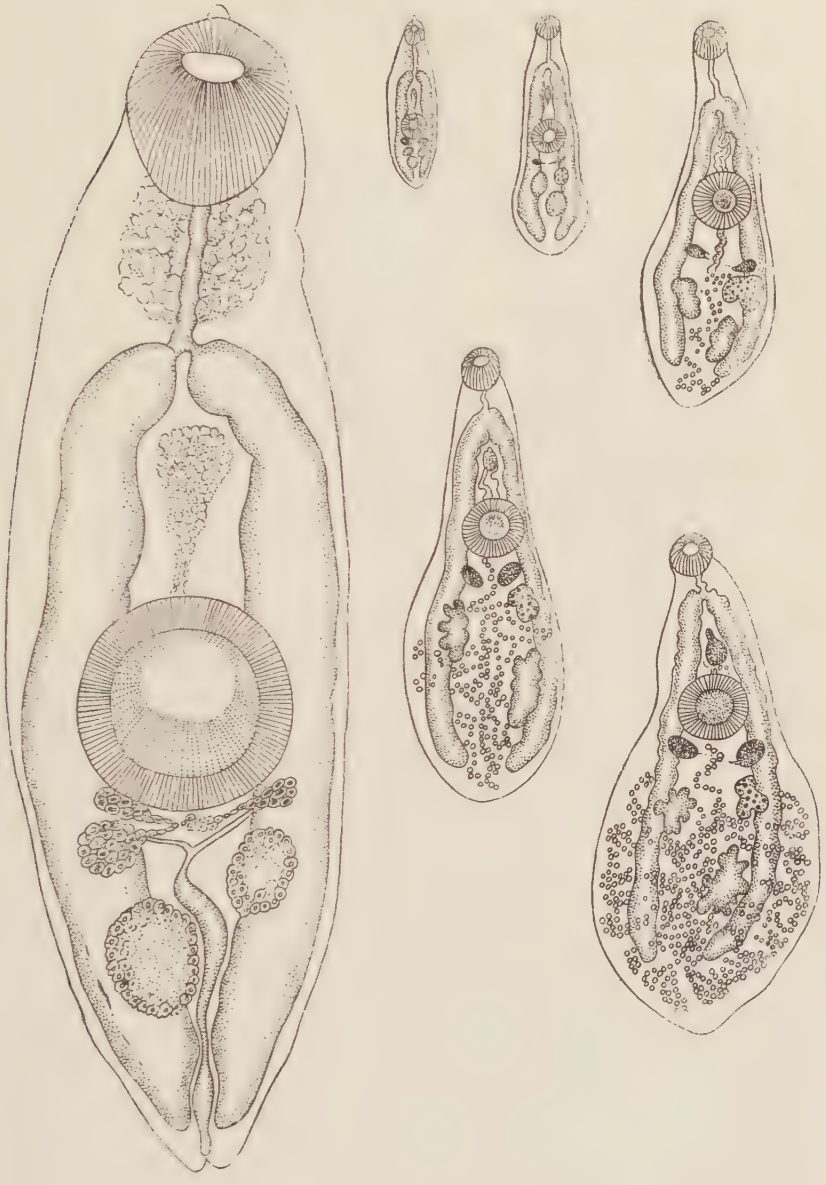
ятельный вид. Однако недостатком работы Нибелина является то, что он не уделил внимания поднятым Лоссом и Синицыным вопросам о специфичности хозяев *Ph. folium*. Что же касается таких последователей Лооса, как Люэ (1909) и Льюис (1935), то они не только не внесли ясности в систематику *Ph. folium* и близких к ним видов, но в значительной мере затруднили этот вопрос. В этом отношении необходимо подчеркнуть тенденцию некоторых американских гельминтологов, в том числе и Льюиса, к объединению близких видов только на основании морфологии паразитов и притом на весьма ограниченном количестве экземпляров, без учета биологии.

Принимая во внимание все вышеизложенное, мне пришлось при ревизии находок *Ph. folium* и близких к ним видов изучить морфологию паразитов с их индивидуальной изменчивостью на большом материале и выделить их в несколько равноценных групп. После этого разделения были изучены циклы развития, главным образом маритогония, типичных представителей групп и проведено сравнение между ними. В результате сравнения маритогонии, оказавшейся разной у четырех основных представителей групп, было произведено разделение *Ph. folium* на четыре вида, приведенные выше. У самых молодых форм, вышедших из цисты, *Ph. folium* тело ланцетовидной формы, брюшная присоска расположена в задней половине тела. *У Ph. dogieli* тело грушевидной формы с суженным и вытянутым передним концом; брюшная присоска в передней половине тела. *У Ph. bychowskii* тело яйцевидно-ланцетовидной формы, брюшная присоска посередине между передним и задним концами тела. На средних стадиях маритогонии форма тела у *Ph. folium* более узкая, чем у двух других видов; брюшная присоска расположена несколько кпереди от середины между передним и задним концами тела червя, желточники правильной овальной формы. *У Ph. pseudofolium* тело червя кзади от брюшной присоски сильно расширено, с резкой границей между передней и задней частью тела; брюшная присоска в передней трети тела; желточники неправильно-овальной формы. У *Ph. dogieli* форма тела грушевидная, с нерезкой границей между передней и задней частью тела; брюшная присоска в передней половине тела; желточники слабо лопастные. Таким образом, все виды хорошо отличимы друг от друга. При выяснении же вопроса о хозяине *Ph.* (*Ph.*) *folium*, оказалось что все паразиты этого вида были найдены только у щуки, каковая и является единственным хозяином для *Ph.* (*Phyllodistomum*) *folium*.

Этот вид, как показали исследования главным образом русских ученых, оказался широко распространенным в водоемах Европы и Азии. Щуки некоторых водных артерий Азии оказались особенно сильно зараженными *Ph. folium*. Так, например, зараженность щук этим паразитом в реках Обь и Иртыш достигала 66%, при интенсивности заражения одного хозяина до 50 экземпляров паразитов (Петрушевский, Мосевич и Щупаков, 1948). Щуки Днепра оказались зараженными до 44%, при интенсивности инвазии до 29 паразитов у одного хозяина (Маркевич, 1949; Иваницкий, 1927). Зараженность щук Енисея — до 20%, при интенсивности инвазии до 24 паразитов у одного хозяина (Бауер, 1948). Щуки озер Латвии (Резне, Рушени и др.) оказались зараженными до 13—20%, при инвазии, достигавшей интенсивности до 80—161 паразита у одного хозяина (Шульман, 1949). Щуки оз. Дривяты были поражены этим паразитом до 20% при интенсивности инвазии до 25 паразитов, у одного хозяина (Шульман, 1949). Зараженность щук р. Лены достигала 7%, при интенсивности инвазии до 18 паразитов у одного хозяина (Бауер, 1948). Щуки Онежского озера

были заражены до 13%, при интенсивности инвазии до 23 паразитов у одного хозяина (Петрушевский, 1940). Зараженность щук в озерах Ленинградской области (Маркевич, 1934), Невы и Ладожского озера (Пигулевский) достигала 16—18%. Щуки р. Камы оказались зараженными до 20%, при интенсивности инвазии до 35 паразитов у одного хозяина (Захваткин, 1936). Степень зараженности щук в верховьях Волги близ Костромы (Быховский, 1929), Северной Двины (Гнедина и Савина, 1930; Исайчиков, 1928), оз. Верховое, Тобольского округа (Мосевич, 1948) оказалась не столь значительной, как у щук Оби, Иртыша и Днепра. Щуки в озерах окрестностей Ленинграда оказались в отдельных случаях чрезвычайно сильно пораженными *Ph. folium*, причем паразиты иногда сплошь заселяли мочеточники хозяина (Догель). В Западной Европе зараженность щук этим паразитом была изучена далеко не достаточно по сравнению с изученностью паразитофауны рыб русских водоемов. До настоящего времени имеются лишь работы Ольферса (1816) о нахождении *Ph. folium* у щук в водоемах близ Берлина, Брауна (1892) с указанием на обнаружение 40 паразитов у одной щуки близ Кенигсберга, Занда (1924) о нахождении этого паразита у щук Боденского озера и Нибелина (1926) — у щук окрестностей Упсалы. Все эти исследования относятся главным образом к Германии, указания же на обнаружение *Ph. folium* в других странах Западной Европы отсутствуют. Таким образом, паразит этот оказался распространенным только в Европе и Азии и совершенно не обнаружен в других странах света: Северной и Южной Америке, Африке и Австралии. Патогенное значение *Ph. folium* для его хозяина — щуки до настоящего времени не изучено. Имеются, правда, указания, что этот паразит якобы не причиняет заметного вреда своему хозяину: «даже в случаях скопления в мочеточниках большого числа паразитов рыба по виду совершенно здорова, мочеточники вполне нормальны и на всем протяжении никаких дефектов или гипертрофий не обнаруживают» (Синицын, 1905). Но эти данные нуждаются в проверке, так как абсолютно безвредных паразитов не существует.

О п и с а н и е в и д а. Форма тела паразита грушевидная, не резко разграниченная в области брюшной присоски на переднюю — более узкую и заднюю — широкую часть. Передняя часть тела червя вытянута наподобие конуса, задняя расширена и имеет яйцевидную форму с более узким, нередко заостренным задним концом. Кутикула гладкая. Тело червя уплощено в дорзо-вентральном направлении. Длина паразита 1—2 мм. Более крупные экземпляры встречаются очень редко. Наибольшая ширина в задней части тела на уровне яичника и переднего семенника в среднем 0,60—0,80 мм. Ротовая присоска округлой формы, размером 0,16—0,18 × 0,18—0,20 мм. Брюшная присоска также округлая несколько крупнее ротовой, размером 0,25—0,26 × 0,16—0,30 мм. Соотношение размеров ротовой и брюшной присоски может быть представлено как 1 : 1,5. Пищевод тонкий, трубковидный, большей частью слегка извитой, 0,10—0,20 мм длины. Ветви кишечника простые трубковидные, более или менее одинакового диаметра на всем протяжении, слепо заканчиваются вблизи заднего конца тела паразита. Развилок кишечника находится ближе к ротовой, чем к брюшной присоске. Экскреторное отверстие находится в заднем конце тела паразита. Экскреторный пузырь длинный, трубковидный, расположен медианно в задней части тела червя, от яичника до экскреторного отверстия, вблизи которого у него имеется небольшое вздутие. На уровне яичника в экскреторный пузырь впадают слева и справа по одному крупному выносящему экскреторному сосуду.



62

62. ***Phyllodistomum*** (*Phyllodistomum*) *folium* (Olfers, 1816) (по Пигулевскому, 1953)
Маритогония

яичник, желточники и семенники расположены позади брюшной присоски. Семенники лопастные, расположены по диагонали один позади другого возле кишечных ветвей. Передний семенник лежит наискось сзади или рядом на одной горизонтали с яичником на некотором расстоянии или вплотную сзади от желточника.

Оба семенника вытянуты по продольной оси тела червя. Размер переднего семенника 0,16—0,22 × 0,26—0,34 мм; размер заднего, несколько более крупного, чем передний, 0,16—0,24 × 0,36—0,44 мм. От семенников отходят парные vasa efferentia, сливающиеся на уровне брюшной присоски в непарный vasa deferens, концевой отдел которого образует овальный семенной пузырек, лежащий посередине между бифуркацией кишечника и передним краем брюшной присоски. Половое отверстие находится ближе к бифуркации кишечника, чем к брюшной присоске. Яичник лопастной, расположен между задним семенником и желточником, по диагонали, кпереди или напротив переднего семенника. Яичник меньше семенников; его размер в среднем составляет 0,12 × 0,16 мм. Желточники цельнокрайные, овальные, вытянутые в поперечном или косом направлении к продольной оси тела червя, лежат тотчас же позади брюшной присоски. Средний размер желточников 0,06—0,08 × 0,12—0,14 мм. Матка находится позади брюшной присоски; ее петли расположены между ветвями, на ветвях и кнаружи от ветвей кишечника. Размер яиц 0,016—0,023 × 0,023—0,033 мм.

Цикл развития *Ph.* (*Ph.*) *folium*

Из яиц паразита, попавших в воду, выходит мирацидий. Он имеет яйцевидно-грушевидную форму с несколько суженным передним и тупо закругленным задним концом. Ресничный покров очень тонкий, различимый только при движении волосков. Мирацидий способен к изменению формы тела, которое может удлиняться и сокращаться. По величине мирацидий несколько превосходит размер крупного яйца, достигая в длину 0,033—0,035 мм. Плавает быстро. Бóльшую часть жизни находится почти в непрестанном движении. Живет около двух суток. К концу жизни его движения постепенно замедляются, а затем он совершенно останавливается и погибает. Свет и тепло активируют жизнедеятельность мирацидия. При ярком солнечном свете или воздействии света электрической лампы в 100 ватт и при температуре +17°, +20° Ц подвижность мирацидия наиболее велика. При температуре +5°, +7° Ц движения его резко замедляются. Повидимому, мирацидий продолжает двигаться и при очень слабом сумеречном освещении, но движения его, насколько удавалось рассмотреть под микроскопом, были замедленными.

Первое по времени сообщение о мирацидии *Ph. folium* или близкого к нему вида приводит Вагенер (Wagener, 1855). Однако, поскольку этот автор ничего не сообщает о марите, от которой он получил яйца и затем вывел из них мирацидиев, трудно сказать, с каким видом филлодистом он имел дело. Самое описание мирацидия у Вагенера ограничено только формой тела, о ресничном покрове автор ничего не говорит. Рисунок мирацидия схематичен. При сравнении рисунка мирацидия, изображенного Вагенером, с мирацидиями, выведенными мной из яиц различных видов филлодистом и описаниями других авторов (Willemoes-Suhm, 1873; Синицын, 1905), мирацидия, описанного Вагенером, можно отнести к червям подрода *Phyllodistomum*, без определения вида. В следующей за Вагенером работе Виллемоес-Сума (1873) описание мирацидия также

неполно. Этот автор сообщает, что форма тела мирацидия сердцевидная; на переднем его конце имеется рудиментарная ротовая присоска (?), а по краям тела — сосуды. Наконец, в работе Синицына (1905) подробное описание мирацидия относится не к *Ph. folium*, как полагал этот автор, а к *Ph.* (*Ph.*) *dogieli*.

Мирацидий *Ph. folium*, согласно моим наблюдениям, одет снаружи слоем плоских, тонких, многогранных клеток, образующих наружный покров его тела. Мерцательные реснички прикреплены к наружному покрову, образуя поперечные пояса, окружающие тело мирацидия. В переднем конце тела мирацидия расположена железа, имеющая треугольную форму. Цитоплазма клеток железы содержит большое количество мелких гранул. В центральной части и ближе к заднему концу тела мирацидия расположены более мелкие, округлой формы, с пузыревидным ядром клетки — зародышевые шары или эмбриональные клетки. В средней части тела мирацидия, кроме того, находятся сравнительно мелкие пламеневидные клетки треугольной или воронкообразной формы. От этих клеток отходят к боковым поверхностям тела мирацидия тонкие извитые экскреторные каналы. В отношении строения железы, расположенной на переднем конце тела мирацидия имеются двоякого рода мнения. Одни авторы (Шаупнеланд, 1883, Лоосс, 1892; Синицын, 1905) считают это образование кишкой, другие (Ренкин, 1939; Гудчайлд, 1943 и др.) — «апикальной» железой. Я присоединяюсь к последней точке зрения, так как у исследованных мной зрелых мирацидиев *Ph. folium* это треугольное образование состояло из клеток, заполненных гранулами, что характерно для железистых тканей, но совершенно не имело просвета, свойственного кишечнику.

Мирацидий живет в воде до 48—50 часов, после чего, не встретив промежуточного хозяина, погибает. Промежуточным хозяином для *Ph. folium* являются двустворчатые моллюски. Партеногония данного вида не изучена. Процесс маритогонии был мной прослежен от самых ранних стадий — недавно вышедших из цист паразитов — до половозрелых марит из мочеточников щуки.

Форма тела паразита, повидимому, недавно вышедшего из цисты, удлиненно-ланцетовидная, с суженными передним и задним концами и слегка расширенной средней частью тела. Длина червя 0,72 мм, наибольшая ширина 0,2 мм. Длина передней части тела до ротовой присоски 0,44 мм, задней — 0,28 мм. Ротовая присоска слегка овальная, размером 0,10 × 0,12 мм. Брюшная присоска круглая, несколько крупнее ротовой, размером 0,14 мм в диаметре, расположена в задней половине тела червя, постэкваториально. Пищевод длинный, трубковидный, более или менее прямой, 0,08 мм длины. Ветви кишечника простые, трубковидные, толстые в поперечном сечении, доходят до самого заднего конца тела паразита. Развилок кишечника находится посередине между ротовой и брюшной присосками. По бокам от пищевода имеются остатки стилетовых желез. Экскреторное отверстие находится в небольшой бухточке в заднем конце тела червя. Экскреторный пузырь длинный, трубковидный, слегка изогнутый, с большим ампуловидным расширением вблизи заднего конца тела червя. На уровне яичника в экскреторный пузырь впадают слева и справа по одному выносящему экскреторному каналу. Яичник, желточники и семенники расположены вблизи заднего края брюшной присоски. Семенники овальной формы, лежат на кишечных ветвях, по диагонали один против другого. Передний семенник меньше заднего, размером 0,04 × ×0,06 мм, находится тотчас же позади желточников, против

яичника. Более крупный задний семенник размером 0,06 × 0,08 мм, лежит несколько поодаль позади яичника, на равном расстоянии от брюшной присоски и заднего конца тела червя. Семенной пузырек крупный, находится между передним краем брюшной присоски и развилком кишечника. Яичник круглый, размером 0,04 мм в диаметре, тесно соединен с желточниками. Желточники вытянутой овальной формы, размером 0,02 × 0,04 мм, расположены вилотную возле заднего края брюшной присоски. Петли матки еще отсутствуют.

У паразитов длиной 1,06 мм, при наибольшей ширине 0,5 мм, форма тела вытянутая, ланцетовидная, кпереди постепенно суживающаяся, кзади также постепенно расширяющаяся. Наиболее широкая часть тела находится вблизи заднего конца. Самый задний конец заостряется под углом в 45°. Длина передней части тела до ротовой присоски 0,58 мм, задней — 0,48 мм. Ротовая присоска овальная, 0,14 × 0,16, мм; брюшная также овальная, несколько крупнее ротовой, 0,16 × 0,18 мм. Пищевод трубковидный, 0,08 мм длины. Ветви кишечника простые, трубковидные, толстые, особенно вблизи слепых концов. Кишечные ветви доходят почти до заднего конца тела червя. Яичник, желточники и семенники расположены близко позади брюшной присоски на кишечных ветвях. Семенники овальные, лежат по диагонали один против другого. Передний семенник меньше заднего. Размеры переднего семенника 0,08 × 0,12 мм, заднего 0,10 × 0,14 мм. Яичник овальный, меньше семенников, размером 0,08 × × 0,10 мм, находится между левым желточником и задним семенником, на некотором расстоянии от того и другого. Желточники овальные, размером 0,04 × 0,06—0,08 мм, находятся вблизи заднего края брюшной присоски.

У паразитов длиной 1,72 мм и шириной 0,58 мм форма тела уже приближается к взрослой — половозрелой марите. Передняя часть тела, расположенная кпереди от брюшной присоски, сужена, конической формы, задняя — расширена, яйцевидной формы. Резкого перехода от передней к задней части тела не наблюдается. Ротовая присоска круглая, 0,18 мм в диаметре. Брюшная присоска также круглая, крупнее ротовой, 0,27 мм в диаметре, расположена в передней половине тела червя. Пищевод трубковидный, 0,10 мм длины. Ветви кишечника простые, трубковидные, одинакового диаметра на всем протяжении, слепо заканчиваются вблизи заднего конца тела паразита. Развилок кишечника располагается ближе к ротовой, чем к брюшной, присоске. Яичник, желточники и семенники лежат разреженно позади брюшной присоски, возле ветвей кишечника. Семенники неправильно-овальной формы, с небольшими лопастями, расположены по диагонали один против другого. Задний семенник несколько крупнее переднего. Оба семенника вытянуты по длинной оси тела червя. Размер переднего семенника 0,12 × 0,20 мм, заднего 0,12 × × 0,26 мм. Яичник трехлопастной, 0,14 мм в диаметре, расположен между левым желточником и задним семенником. Желточники овальные, размером 0,06 × 0,12 мм, лежат недалеко от заднего края брюшной присоски. Матка еще слабо развита: имеется висходящая и небольшой отрезок восходящей петли. Дальнейший процесс маритогонии происходит за счет небольшого увеличения семенников и большей их лопастности, увеличения яичника и желточников. Но особенно сильно увеличивается в этот последний период развития паразита матка. При сравнении различных этапов маритогонии обращают на себя внимание неодинаковые взаимоотношения между величиной и формой передней и задней частей тела паразита у молодых и половозрелых особей. Передняя часть тела у молодых

червей больше по величине, чем задняя, так как половые органы еще слабо развиты и совершенно отсутствует матка. У взрослых половозрелых паразитов в процессе маритогонии наиболее интенсивно развивается задняя часть тела, где помещаются желточники, яичник, семенники, и, особенно, многопетлистая матка.

Литература: Olfers, 1816, стр. 45; Rudolphi, 1819, стр. 96, 371; Dujardin, 1845, стр. 404; Diesing, 1850, стр. 343; Zschokke, 1884, стр. 202—204; Braun, 1892, стр. 461—463; Looss, 1894, стр. 19; Looss, 1899, стр. 521—784; Braun, 1899, стр. 492, Looss, 1901, стр. 191; Looss, 1902, стр. 411—894; Синицын, 1905, стр. 68—112; Lühe, 1909, стр. 100; Odhner, 1911, стр. 519; Kobayashi, 1921, стр. 405; Travassos, 1923, стр. 7; Zand, 1924, стр. 235—236; Nybelin, 1926, стр. 3—29; Попов, 1926, стр. 64—72, Иваницкий, 1927, стр. 23—34; Исайчиков, 1928; Быховский, 1929, стр. 13—17; Гнедина и Савина, 1930, стр. 3, 5; Догель и Петрушевский, 1933 стр. 366—433; Маркевич, 1934, стр. 39—40; Lewis, 1936, стр. 103—117; Дубинин, 1936, стр. 37; Захваткин, 1936, стр. 175—199: Маркевич, 1937, стр. 363—379; Bhalerao, 1937, стр. 107—109; Догель и Быховский, 1939, стр. 53; Петрушевский, 1940, стр. 140, 143; Захваткин и Ажеганова, 1940, стр. 3—31; Османов, 1940, стр. 215; Бауер, 1948, стр. 116; Мосевич, 1948, стр. 177—185; Петрушевский, Мосевич и Щупаков, 1948, стр. 76—96; Маркевич, 1949, стр. 78; Барышева, 1949, стр. 1—11; Быховская, 1949, стр. 318; Гвоздев, 1950, стр. 217; Ахмеров, 1941; Захваткин, 1951, стр. 119—149.

Phyllodistomum (*Phyllodistomum*) *angulatum* Linstow, 1907.

Синоним: *Catoptroides angulatus* (Linstow, 1907) Lühe, 1909

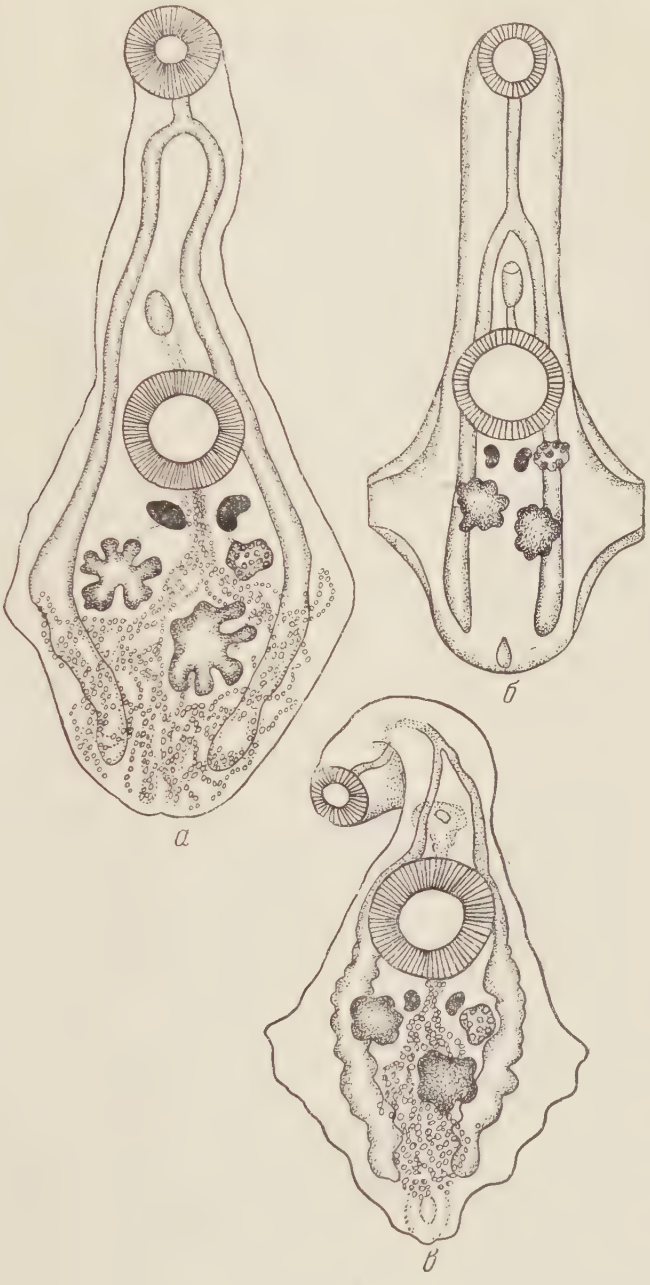
(Рис. 63)

Хозяева: судак (*Lucioperca lucioperca*), берш (*Lucioperca volgensis*), окунь (*Perca fluviatilis* из сем. *Percidae*), язь (*Leuciscus idus*) и уклея (*Alburnus alburnus* из сем. *Cyprinidae*).

Локализация: мочевой пузырь и почки.

Места обнаружения: СССР (Волга, Днепр, Нева, озера Ленинградской области, Латвийской ССР, Ладожское, Онежское озера, Финский залив, Каспийское море).

Историческая справка. Паразит этот был обнаружен русскими исследователями у судака р. Волги и долгое время сохранялся без определения до вида среди коллекций червей в зоологическом музее Академии Наук (СССР). В 1906 году этот паразит был направлен в Германию к Линстову и определен последним, как новый вид *Phyllodistomum angulatum* Linstow, 1907. Основанием для выделения червя в новый вид послужила Линстову своеобразная форма тела паразита с боковыми выступами в виде углов, что и было принято во внимание при выборе видового наименования *Ph. angulatum*. Двумя годами позже Люэ (1909) перенес вид Линстова из рода *Phyllodistomum* в род *Catoptroides* (см. выше). Однако Нибелин (1926) упразднил род *Catoptroides* и вернул виду Линстова его прежнее наименование *Phyllodistomum angulatum*. Просмотрев большое количество экземпляров данного вида, я, в свою очередь, принужден отметить некоторые неточности в описании паразита и рисунке Линстова. Как мне удалось выяснить, яичник, желточники и семенники не всегда расположены компактно вблизи брюшной присоски, но у некоторых экземпляров разреженно; яичник может помещаться и позади желточников. Подобная вариабильность не могла быть учтена Линстовом из-за ограниченного количества исследованных им паразитов от судаков Волги. Тем менее мог подозревать об этом Люэ при перенесении *Ph. angulatum* в род *Catoptroides*. Мои данные, таким образом, лишний раз подчеркивают правильность возвращения



63

63. *Phyllodistomum* (*Phyllodistomum*) *angulatum* Linstow, 1907
а и *в* — по Пигулевскому, 1953; *б* — по Линстову, 1907

вида Линстова в род *Phyllodistomum*, с которым он, несомненно, тесно связан.

Благодаря изучению паразитофауны рыб СССР в последние десятилетия, *Phyllodistomum angulatum* был найден различными исследователями не только у судаков Волги, но и у других видов рыб и в других водоемах. Так паразит этот был обнаружен Догелем и Петрушевским (1933) у судаков Невской губы Финского залива; Маркевичем (1934) — у судаков в озерах Ленинградской области; Маркевичем (1937) — у судаков в Юксово Ленинградской области, Догелем и Быховским (1939) — у судаков Каспийского моря; Петрушевским (1940) — у судаков, язей и уклей Онежского озера; Барышевой (1949) — у судаков Ладожского озера, Быховской (1949) — у окуней; Лавровым (1949) — у судаков Волги; Маркевичем (1949) — у судаков Днепра, Пигулевским (Волга, Нева, Ладожское озеро), 41 Союзной гельминтологической экспедицией 1927 г. (Волга). Наиболее зараженными этим паразитом оказались судаки Невы и Ладожского озера. В среднем зараженность судаков этих водоемов достигала 80—100%, при интенсивности заражения от 10 до 50 паразитов у одного хозяина (Догель и Петрушевский 1933; Пигулевский). Несколько слабее были заражены судаки Онежского озера, до 39% при средней интенсивности 7 экземпляров у одного хозяина (Петрушевский, 1940); Днепра — до 32%, при средней интенсивности 4—27 экземпляров (Маркевич, 1949); озер Ленинградской области — до 20% (Маркевич, 1937); Каспийского моря — до 20% (Догель и Быховский, 1939); Волги — до 10—15% (Пигулевский). Наконец, обнаружение этого паразита у окуня (Быховская, 1949), язя и уклеи (Петрушевский, 1940) говорит о возможности адаптации *Ph. angulatum* к новым, необычным для него хозяевам. Паразит, повидимому, оказывает патогенное влияние на своих хозяев, но таковое еще далеко не достаточно изучено.

О п и с а н и е в и д а. Форма тела паразита грушевидная, на уровне брюшной присоски более или менее явственно разделенная на две части: переднюю узкую, вытянутую, и заднюю расширенную, ромбовидную. В задней части нередко отмечаются боковые выступы тела в виде угловатых выпячиваний. Тело уплощено в дорзо-вентральном направлении. Кутикула гладкая. Средняя длина тела червя 3—4 мм, но встречаются и более крупные паразиты, достигающие 4,5—5 мм длины. Наибольшая ширина на уровне боковых выступов в задней части тела 1,2—1,5 мм.

Ротовая присоска овальной формы, размером 0,18—0,28×0,21—0,38 мм. Наиболее часто встречающиеся размеры ротовой присоски 0,27—0,28 × × 0,28—0,33 мм. Брюшная присоска значительно крупнее ротовой, круглой или овальной формы, размером 0,39—0,49 × 0,42—0,52 мм. Средний, наиболее часто встречающийся у паразитов размер брюшной присоски составляет 0,42—0,46 × 0,44—0,48 мм. Соотношение размеров ротовой и брюшной присоски может быть представлено в среднем, как 1 : 1,4; 1 : 1,7. Пищевод трубковидный, более или менее тонкий и длинный, в среднем до 0,45—0,48 мм длины. Ветви кишечника простые, трубковидные, нередко слегка извитые, немного не доходят до заднего конца тела паразита. Развилок кишечника находится несколько ближе к ротовой, чем к брюшной присоске. Экскреторное отверстие находится в заднем конце тела червя терминально и несколько вентрально. Экскреторный пузырь длинный, трубковидный, с большим расширением вблизи экскреторного отверстия. На уровне желточников в экскреторный пузырь впадают слева и справа по одному крупному экскреторному каналу. Яичник, желточники

и семенники расположены позади брюшной присоски, между ветвями кишечника. Семенники более или менее крупные, лопастные, расположены по диагонали один против другого. Передний семенник несколько меньше заднего, лежит напротив яичника, позади желточника. Задний семенник расположен позади яичника, более или менее далеко от заднего конца тела червя. Размер переднего семенника 0,20—0,36 × 0,32—0,45 мм, средние размеры 0,24—0,28 × 0,35—0,40 мм. Размер заднего семенника 0,26—0,37 × 0,36—0,56 мм, средние размеры 0,28—0,33 × 0,39—0,46 мм. От семенников отходят парные vasa efferentia, сливающиеся в непарный vas deferens, который кпереди от брюшной присоски формирует овальный семенной пузырек. Последний расположен посередине между передним краем брюшной присоски и развилком кишечника. Половое отверстие находится также посередине между брюшной присоской и развилком кишечника. Яичник неправильно-овальной формы или лопастной, значительно меньших размеров, чем семенники, расположен сбоку или несколько кзади от желточников, вблизи кишечной ветви. Размеры яичника 0,15—0,19 × 0,17—0,25 мм; средние размеры 0,16—0,18 × 0,18—0,20 мм. Желточники парные, большей частью почковидные, реже овальные, вытянутые либо параллельно, либо по диагонали к продольной оси тела червя. Расположены желточники близко позади брюшной присоски; размер обоих желточников более или менее одинаков — 0,08—0,10 × × 0,12—0,14 мм. Матка находится позади брюшной присоски, между ветвями кишечника, однако отдельные ее петли заходят также кнаружи от кишечных ветвей. Яйца овальные, размером 0,019—0,023 × 0,036—0,042 мм.

Маритогония *Ph.* (*Ph.*) *angulatum*

(Рис. 64)

Эмбриогония и партеногония этого вида не изучены. Маритогония *Ph. angulatum* происходит следующим образом. Самые молодые паразиты, повидимому, недавно вышедшие из цисты, имеют форму булавы. Тело их сужено и вытянуто. Передняя часть, составляющая приблизительно половину или несколько более длины всего тела паразита, очень узкая. Задняя половина эллипсоидная с боковыми конусообразными выступами вблизи заднего конца тела червя. Самый задний конец паразита заостряется под углом в 45°. Подобная своеобразная форма молодого паразита еще не описана у других видов филлодистом. Длина паразита 0,5—0,6 мм. Длина передней части тела червя от середины брюшной присоски до переднего конца 0,36—0,44 мм. Длина задней части тела от середины брюшной присоски до заднего конца 0,14—0,19 мм. Отношение длины передней части тела к задней, как 2,2 : 1; 2,4 : 1, т. е. передняя в 2—2,5 раза превышает по длине заднюю часть тела червя. Средняя ширина передней, узкой части тела 0,08 мм. Ширина задней части тела на уровне боковых выступов 0,12 мм. Тело паразита уплощено в дорзо-вентральном направлении. Кутикула гладкая. На переднем конце паразита, впереди ротовой присоски, имеется небольшой в виде бугорка выступ. Ротовая присоска овальная, размером 0,04 × 0,06 мм. Брюшная присоска, расположенная в задней трети тела червя, овальная, размером 0,08 × 0,12 мм. Ротовое отверстие в форме поперечной щели находится в ротовой присоске. Пищевод прямой или слегка изогнутый, трубковидный, длиной 0,04 мм. Ветви кишечника простые, трубковидные, толстые, особенно вблизи слепых

концов. Обе ветви кишечника доходят до самого заднего конца тела паразита и слегка изгибаются навстречу друг другу. Развилок кишечника находится вблизи ротовой присоски и далеко от брюшной. Экскреторное отверстие расположено терминально в заднем конце тела червя. Экскреторный пузырь трубковидный, расширяется вблизи семенников, образуя здесь небольшое ампуловидное вздутие. Справа и слева на уровне яичника в экскреторный пузырь впадают выносящие экскреторные каналы. Яичник, желточники и семенники расположены компактно позади брюшной присоски. Семенники не совсем правильной овальной формы, расположены по диагонали один против другого на кишечных ветвях, позади желточников. Оба семенника одинаковых размеров, 0,02 × × 0,03 мм. Яичник неправильной округлой формы, расположен посередине между семенниками и желточниками и соединен перемычкой с последними. Размер яичника почти вдвое меньше семенников, 0,018 мм в диаметре. Необходимо также отметить, что, подобно половозрелым особям, яичник у молодых экземпляров находится на одном уровне с передним семенником. Желточники правильной овальной формы, расположены возле заднего края брюшной присоски. Оба желточника одинаковых размеров, 0,02 × 0,031 мм. Матка отсутствует.

У паразитов длиной 1,18 мм и шириной 0,54 мм, форма тела обычная для данного вида — грушевидная. Передняя часть тела равна по длине задней. Ротовая присоска круглая, 0,16 мм в диаметре. Брюшная присоска, расположенная посередине между передним и задним концом тела червя и ограничивающая переднюю узкую часть тела от задней расширенной, несколько крупнее ротовой; ее размер — 0,22 мм в диаметре. Пищевод сравнительно длинный, тонкий, трубковидный, длиной 0,12 мм. Ветви кишечника простые, трубковидные, слегка изогнутые, более или менее одинакового диаметра по всей длине вплоть до слепых концов. Кишечные ветви немного не доходят до заднего конца тела червя. Развилок кишечника расположен ближе к брюшной, чем к ротовой присоске. Яичник, желточники и семенники лежат более или менее компактно позади брюшной присоски между ветвями кишечника. Семенники неправильной овальной формы, с небольшими лопастями, расположены по диагонали один против другого, возле кишечных ветвей. Передний семенник находится против яичника и позади правого желточника. Задний семенник лежит позади яичника. Размер переднего семенника 0,06 × 0,08 мм, заднего — 0,06 × × 0,11 мм. Яичник значительно меньших размеров, чем семенники, находится между левым желточником и задним семенником, напротив переднего семенника, возле левой кишечной ветви. Размер яичника 0,04 × 0,05 мм. Желточники парные, цельнокрайные, овальные, размером 0,03 × 0,04 мм, расположены вблизи заднего края брюшной присоски. Имеется только зачаток нисходящей петли матки.

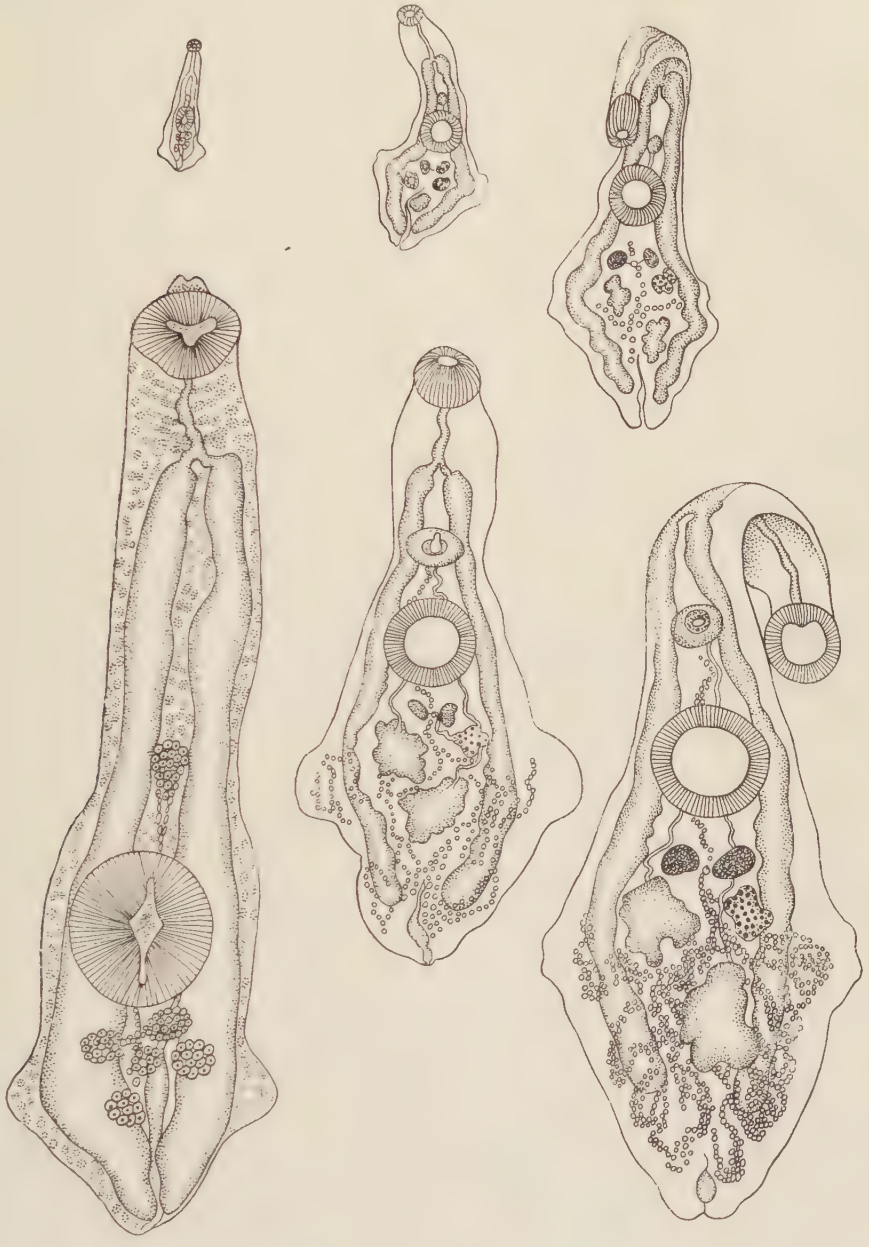
У паразитов, длиной 2,30 мм и шириной 0,76 мм, форма тела грушевидная, с вытянутым, суженным передним и расширенным, с боковыми выступами задним концом. Ротовая присоска овальная, размером 0,20 × × 0,26 мм. Брюшная присоска находится почти посередине между передним и задним концами тела червя, крупнее ротовой. Размер брюшной присоски 0,3 мм в диаметре. Пищевод трубковидный, 0,30 мм длины. Ветви кишечника простые трубковидные, слегка изогнутые, слепо заканчиваются вблизи заднего конца тела паразита. Развилок кишечника находится ближе к ротовой, чем к брюшной присоске. Яичник, желточники и семенники расположены несколько поодаль друг от друга позади брюшной присоски, между ветвями кишечника. Семенники лежат по

диагонали, один несколько позади другого, возле кишечных ветвей. Оба семенника лопастные. Передний семенник расположен против яичника, позади желточника, далеко от заднего конца тела паразита. Задний, несколько бо́льших размеров, чем передний, находится на некотором расстоянии кзади от яичника и довольно далеко кпереди от заднего конца тела червя. Размер переднего семенника 0,14 × 0,18 мм, заднего — 0,15 × 0,28 мм. Яичник лопастной, лежит сбоку и кзади от желточника и кпереди от заднего семенника. Размеры яичника меньше, чем семенников, 0,13—0,17 мм. Желточники парные, овальные, расположены на некотором расстоянии кзади от брюшной присоски; оба желточника одинаковых размеров — 0,06 × 0,08 мм. Матка находится позади брюшной присоски и состоит из нисходящей и неполностью развитой восходящей петель. Яйца овальные, размером 0,013 × 0,016 мм, выросшие яйца более крупные — 0,019 × 0,039 мм.

У паразитов длиной 2,82—3,0 мм, при наибольшей ширине тела 1,0—1, 2 мм, конфигурация типична для данного вида; форма тела грушевидная с суженным и вытянутым передним отделом и расширенным кзади от брюшной присоски задним отделом с боковыми выступами. Ротовая присоска размером 0,26 × 0,30 мм; брюшная, расположенная в передней половине тела, 0,4 мм в диаметре. Пищевод длинный, трубковидный, слегка изогнутый, 0,36 мм длины. Ветви кишечника простые, трубковидные, слегка изогнутые, более или менее одинакового диаметра по всей длине вплоть до слепых отделов, которые находятся недалеко от заднего конца тела паразита. Яичник, желточники и семенники расположены на некотором расстоянии друг от друга, позади брюшной присоски между ветвями кишечника. Семенники крупные лопастные, лежат по диагонали, один несколько позади другого. Передний семенник расположен позади желточника, на одном уровне с яичником. Задний семенник лежит на некотором расстоянии кзади от яичника и далеко кпереди от заднего конца тела червя. Размеры переднего семенника 0,28 × 0,37 мм, заднего — 0,28 × × 0,39 мм. Яичник с крупными лопастями, расположен между желточником и задним семенником. По величине яичник значительно меньше семенников. Размер яичника 0,18 мм в диаметре. Желточники ближе к почковидной форме, лежат несколько кзади от брюшной присоски. Оба желточника одинаковы, размером 0,10 × 0,12 мм. Матка находится позади брюшной присоски, между ветвями и частично кнаружи от кишечных ветвей. Матка состоит из нисходящей и восходящей петель, перевитых между собой. Яйца овальные, 0,019 × 0,039 мм.

У взрослых половозрелых паразитов 3—4 мм длины матка достигает наибольшего развития; ее петли более тесно перевиты друг с другом, и многие из них заходят кнаружи от стволов кишечника. При исследовании большого количества паразитов чрезвычайно редко удавалось находить таких, у которых наблюдался лизис семенников и опорожненная матка. Я нашел только одного такого паразита. Не удавалось находить и мертвых паразитов. Повидимому, очень старые паразиты не остаются в мочевом пузыре и почках рыб, но, вероятно, покидают их. В связи с этим необходимо отметить, что наибольший процент заражения судаков *Ph.* (*Ph.*) *angulatum* приходится на вторую половину лета и позже, тогда как весной и в первую половину лета находки этого паразита составляют редкое исключение.

В процессе маритогонии у *Ph.* (*Ph.*) *angulatum* наиболее интенсивно растет задняя часть тела, где помещаются яичник, семенники, желточники и матка. Вследствие этого брюшная присоска, лежащая у молодых пара-



64

64. *Phyllodistomum* (*Phyllodistomum*) *angulatum* Linstow, 1907 (по Пигулевскому, 1953)

Маритогония

зитов в задней трети тела червя, постепенно перемещается в переднюю половину тела паразита. Задняя часть тела в процессе маритогонии сильно расширяется.

Соотношение размеров ротовой и брюшной присосок в процессе маритогонии

Длина паразита (в мм)	Размеры ротовой присоски (в мм)	Размеры брюшной присоски (в мм)	Соотношение размеров ротовой и брюшной присосок
0,5—0,6	0,04×0,06	0,08×0,12	1 : 2
1,18	0,15—0,16	0,22	1 : 1,5
2,30	0,20	0,30	1 : 1,5
4,0	0,28	0,44—0,46	1 : 1,5

Таким образом, соотношение размеров ротовой и брюшной присосок резко отличается только у очень молодых паразитов. Взаимоотношения по величине между растущими семенниками и яичником остаются постоянными на всех этапах маритогонии. Семенники всегда крупнее яичников, причем передний семенник неизменно находится на уровне яичника. Желточники увеличиваются в размерах очень сильно: у половозрелых паразитов они в 6 раз крупнее, чем у самых молодых.

Литература: Linstow, 1907, стр. 202; Lühe, 1909, стр. 100; Travassos, 1923, стр. 7; Nybelin, 1926, стр. 10—12; Догель и Петрушевский, 1933, стр. 366—434; Маркевич, 1934, стр. 39—40; Lewis, 1935, стр. 103—117; Маркевич, 1937, стр. 363—379; Догель и Быховский, 1939, стр. 54; Петрушевский, 1940, стр. 143—173; Барышева, 1949, стр. 6; Быховская, 1949, стр. 318; Лавров, 1949, стр. 1—12; Маркевич, 1949, стр. 78.

Phyllodistomum (*Phyllodistomum*) *lychowskii* Pigulevsky, 1953

Синонимы: *Distoma folium* Rudolphi, 1819, nec *Distoma folium* Olfers, 1816; *Phyllodistomum folium* (в понимании Дубинина, 1936)

Хозяева: уклея (*Alburnus alburnus* из сем. *Cyprinidae*), налим (*Lota lota* из сем. *Gadidae*), харпус (*Thymallus thymallus* из сем. *Thymallidae*), лосось-таймень (*Salmo trutta* из сем. *Salmonidae*) и голец (*Salvelinus alpinus* из сем. *Salmonidae*).

Локализация: мочевой пузырь.

Места обнаружения: Франция, Германия, СССР (р. Нева, р. Северная Двина, р. Узень — приток р. Белой, Ладожское озеро, озера Латвийской ССР).

Историческая справка. Впервые этот вид был обнаружен Рудольфи (1819) в Берлине, а несколько позже Дюжарденом (1845) во Франции и Дизингом (1850) в Германии у лососевых рыб и харпусов. Эти авторы диагностировали его как *Dist. folium*. В последнее время этого же паразита обнаружили у харпуса Северной Двины Дубинин (1936), у харпуса р. Узень, притока р. Белой, Захваткин и Ажеганова (1940) и Барышева у уклеи Ладожского озера. Сюда же необходимо присоединить находки *Ph.* (*Ph.*) *lychowskii* Шульмана у налима оз. Резна (Латвийская ССР) и мои у уклеи р. Невы.

По совету Б. Е. Быховского, я занялся поисками этого паразита у уклеи и, обнаружив его, сравнил с *Ph.* (*Ph.*) *folium* и близкими к нему видами. В результате сравнения выяснилось, что строением неправильно-

овальных, с небольшими лопастями яичника и семенников и сравнительно крупной брюшной присоской этот паразит отличается от всех остальных видов данного подрода. Для иллюстрации привожу таблицу отличий найденного мной вида от *Ph.* (*Ph.*) *folium* и близких к нему видов.

	Ph. (Ph.) bychowskii	*Ph. (Ph.) folium*	*Ph. (Ph.) dogieli*	*Ph. (Ph.) pseudofolium*
Длина паразита .	2—2,3 мм	1—2 мм	3—4 мм	2—2,5 мм
Соотношение размеров ротовой и брюшной присоски	1 : 1,5	1 : 1,2—1,5	1 : 1,5—2	1 : 1
Желточники . . .	неправильно-овальные или слаболопастные	цельнокрайние, овальные	слаболопастные	слаболопастные
Семенники . . .	неправильно-овальные или слаболопастные	лопастные	фестончато-лопастные	лопастные

Просмотрев препараты Шульмана, Барышевой и Дубинина, я нашел такое же строение паразита, как и у найденного мною нового вида. В связи с этим я выделил найденного мной и Барышевой у уклей, Шульманом у налима, Захваткиным, Дубининым, Рудольфи, Дюжарденом и Дизингом у харпусов и лососевых рыб паразита в новый вид, названный мной по имени Б. Е. Быховского *Ph.* (*Ph.*) *bychowskii*.

Описание вида. Форма тела паразита грушевидная. На уровне брюшной присоски тело червя без резкого перехода разграничивается на две части: переднюю и заднюю. Передняя часть тела более узкая, постепенно суживающаяся по направлению к брюшной присоске. Задняя часть тела овальная, расширенная на уровне семенников. Длина паразита в среднем до 2—2,3 мм. Наибольшая ширина тела 0,65—1,00 мм. Тело червя уплощено в дорзо-вентральном направлении. Кутикула гладкая. Диаметр ротовой присоски 0,20 × 0,22 мм. Брюшная присоска овальная, расположена в передней половине тела червя, крупнее ротовой, размером 0,27—0,34 × 0,28—0,36; ее средний размер 0,28 × 0,30 мм. Пищевод трубковидный, прямой или слегка изогнутый, 0,04—0,08 мм длины. Ветви кишечника простые, трубковидные, немного не доходят до заднего конца тела паразита. Развилок кишечника расположен значительно ближе к ротовой, чем к брюшной присоске. Экскреторное отверстие находится в заднем конце тела паразита. Экскреторный пузырь длинный, трубковидный с небольшим расширением вблизи экскреторного отверстия.

На уровне яичника в экскреторный пузырь слева и справа впадают по одному выносящему экскреторному сосуду. Яичник, желточники и семенники расположены довольно близко друг от друга, позади брюшной присоски, между ветвями кишечника. Семенники неправильно-овальной формы или с очень небольшими лопастями, расположены по диагонали, один против другого. Подобная форма семенников не встречается у *Ph.*

(*Ph.*) *folium* и близких к нему видов. Передний семенник лежит на уровне яичника и, в отличие от близких к нему видов, на расстоянии 0,2—0,3 мм от желточника. Задний семенник лежит на расстоянии 0,2—0,3 мм кзади от яичника. От заднего конца тела червя этот семенник удален далеко кпереди. Размер переднего семенника 0,16—0,20 × 0,18—0,28 мм, заднего 0,18—0,22 × 0,23—0,30 мм. Семенной пузырек овальный, расположен почти посередине между передним краем брюшной присоски и развилком кишечника. Половое отверстие находится несколько кзади от развилка кишечника. Яичник неправильно-овальной формы, с небольшими лопастями, размером 0,14—0,18 × 0,20—0,24 мм. Матка находится позади брюшной присоски; ее петли расположены как между, так и кнаружи от кишечных ветвей. Яйца овальные, размером 0,023 × 0,033—0,036 мм.

Литература: Rudolphi, 1819, стр. 96, 371; Dujardin, 1845, стр. 404; Diesing, 1850, стр. 343; Дубинин,1936, стр. 37; Захваткин и Ажеганова, 1940, стр. 3—31; Барышева, 1949, стр. 1—11.

Phyllodistomum (*Phyllodistomum*) *dogieli* Pigulevsky, 1953

Синонимы: *Phyllodistomum folium* Ssinitzin 1905, nec *Phyllodistomum folium* (Olfers, 1816); *Catoptroides macrocotyle* Lühe 1909

(Рис. 65)

Хозяева: карповые рыбы (*Abramis ballerus, Abramis brama, Alburnus alburnus, Aspius aspius, Barbus barbus, Blicca björkna, Carassius carassius, Gobio gobio, Leuciscus cephalus, Leuciscus idus, Leuciscus leuciscus baicalensis, Leuciscus waleckii, Rutilus rutilus, Rutilus rutilus lacustris, Rutilus rutilus fluviatilis, Scardinius erythrophthalmus, Tinca tinca.* Все виды из сем. *Cyprinidae*).

Локализация: почки, мочеточники, мочевой пузырь.

Места обнаружения: Польша (окрестности Варшавы), СССР (озера Ленинградской области, озера Латвийской ССР, Ладожское озеро, реки Дон, Днепр, Нева, Волга, Узень — приток р. Белой, Рыбинское водохранилище; реки Обь, Иртыш, Амур).

Историческая справка. Первоначально этот вид был выделен у сибирского ельца по препаратам, переданным мне проф. В. А. Догелем и назван в его честь *Ph. dogieli.* Позже, при более детальной ревизии филлодистом, я убедился, что этот вид широко распространен у карповых рыб различных водоемов Европы и Азии, и ранее неоднократно описывался другими исследователями, но только под другим видовым наименованием — *Ph. folium.* Так, этот вид впервые был описан под именем *Ph. folium* Синицыным (1905) у язя, головля, карася, леща, усача, пескаря, плотвы, красноперки, жереха и густеры в окрестностях Варшавы. Двадцать лет спустя после Синицына этот же вид обнаружил Н. П. Попов (1926) у леща р. Дона; Маркевич — у плотвы (1934) и леща (1937) в озерах Ленинградской области; Никольская (1939) — у синца в нижнем течении р. Волги; Захваткин (1946) — у пескаря в р. Узень — притоке р. Белой; Петрушевский, Мосевич и Щупаков (1948) — у карася, сибирского ельца и язя рек Оби и Иртыша; Петрушевский и Бауер (1948) — у чебака р. Оби. При этом лещ заражен до 6,6% (Петрушевский, Мосевич и Щупаков, 1948), и почти одинакова зараженность у карася, леща, чебака — 7—8% (Петрушевский и Бауер, 1948, Пигулевский). Разница в зараженности рыб европейских и азиатских

водоемов не слишком резка. Патогенное значение *Ph.* (*Ph.*) *dogieli* для его хозяев до настоящего времени не изучено.

Описание вида. Форма тела паразита грушевидная. Часть тела червя, расположенная кпереди от брюшной присоски, вытянута в виде конуса, суживается по направлению к ротовой присоске. Часть тела, расположенная кзади от брюшной присоски, расширена, яйцевидной формы. Границей между передней и задней частями тела является брюшная присоска. Резкого перехода от передней к задней части тела не наблюдается, но он выражен лучше, чем у *Ph.* (*Ph.*) *folium*, и хуже, чем у *Ph.* (*Ph.*) *pseudofolium*. Тело паразита уплощено в дорзо-вентральном направлении. Длина паразита 2,0—5,0 мм. Средняя, наиболее часто отмечаемая, длина червя 2,5—3,5 мм; наибольшая ширина — 0,7—1,5 мм. Средняя, наиболее часто отмечаемая, ширина тела червя — 0,9—1,2 мм. Ротовая присоска круглая или овальная, размером 0,20—0,25 мм в диаметре, или 0,18—0,24 × 0,26—0,30 мм. Брюшная присоска овальная или круглая, расположена в передней половине тела червя; размер ее 0,40—0,52 мм в диаметре, или 0,26—0,48 × 0,50—0,60 мм. Соотношение размеров ротовой присоски и брюшной, как 1 : 1,5; 1 : 2; 1 : 2,2. Таким образом, у данного вида брюшная присоска вдвое крупнее ротовой, тогда как у *Ph.* (*Ph.*) *folium* брюшная присоска превышает ротовую в 1,3 и самое большее в 1,5 раза, а у *Ph.* (*Ph.*) *psendofolium* обе присоски более или менее равны. Снаружи паразит одет тонкой кутикулой 0,0015 мм толщиной. На поверхности кутикулы имеются очень мелкие чувствительные бугорки 0,002 мм высотой и 0,0014 мм диаметром у основания. Они расположены по бокам тела червя в количестве семи с каждой стороны, три пары вокруг брюшной присоски и столько же вокруг ротового отверстия; кроме того, несколько пар бугорков имеется также и на вентральной поверхности тела червя. Под кутикулой располагается система продольных, кольцевых и косых мышечных волокон. Длина вентральных и дорзальных мышечных волокон около 0,04 мм. Однако наибольшего развития мышечная система достигает в брюшной присоске. Паренхима сильно вакуолизирована и бедна клеточными элементами. Вакуоли содержат жировые включения. В передней части тела червя, «в области брюшной присоски и несколько позади ее расположены с каждой стороны по восьми больших крупнозернистых железистых клеток, от которых идут протоки, открывающиеся с боков ротовой присоски шестнадцатью отверстиями. Назначение этих желез неизвестно» (Синицын, 1905). Пищевод трубковидный, прямой или изогнутый, 0,10—0,20 мм длины. Ветви кишечника простые, трубковидные, сравнительно толстые, слегка изогнутые, иногда с небольшими боковыми вздутиями. До заднего конца тела червя ветви кишечника не доходят.

Развилок кишечника расположен значительно ближе к ротовой, чем к брюшной присоске. Внутренняя стенка кишечника покрыта эпителием. Клетки эпителия хорошо отграничены друг от друга. Ядра клеток 0,005 мм в диаметре, с небольшим ядрышком и нежной хроматиновой сетью. Наружная стенка кишечника одета кольцевой мускулатурой, на которой разбросаны без определенного порядка неправильной овальной формы миобласты, снабженные небольшими отростками. Величина миобластов 0,015 мм, пузыревидное ядро их 0,0077 мм в диаметре, с ядрышком и несколькими хроматиновыми зернышками. Экскреторное отверстие находится в заднем конце тела червя. Экскреторный пузырь длинный, трубковидный с небольшим расширением вблизи заднего конца. Внутренняя стенка экскреторного пузыря покрыта кутикулой 0,0046 мм толщины.

65

65. *Phyllodistomum* (*Phyllodistomum*) *dogieli* Pigulevsky, 1953
(по Пигулевскому, 1953)

Поверхность кутикулы бугрista. Между кутикулой и мышечным слоем помещается эпителий, состоящий из одного слоя клеток. На уровне яичника и переднего семенника в экскреторный пузырь справа и слева впадает по одному выносящему экскреторному сосуду. Эти сосуды на уровне брюшной присоски разделяются каждый на две ветви, из которых одна лежит впереди, а другая сзади. Передняя и задняя ветви принимают, в свою очередь, по два мелких сосуда. В эти сосуды впадает по три капиллярных экскреторных сосуда. Каждый капиллярный сосуд берет начало от заложенной в толще паренхимы пламеневидной клетки. Таким образом, этих клеток у *Ph.* (*Ph.*) *dogieli* по три пары с каждой стороны. Размер пламеневидных клеток 0,014—0,035 мм; цитоплазма их мелкозернистая. Ядро 0,009 мм в диаметре, с ядрышком и многочисленными хроматиновыми зернами. Форма клеток грибовидная. Яичник, желточники и семенники расположены недалеко друг от друга, позади брюшной присоски, между ветвями кишечника. Семенники крупные, большей частью фестончато-лопастные, лежат по диагонали один позади другого. Передний семенник находится на одном уровне или кпереди от яичника, но не сзади, как это наблюдается у *Ph.* (*Ph.*) *folium*. Этот семенник лежит довольно близко от брюшной присоски и далеко от заднего конца тела червя. Задний семенник находится недалеко сзади от яичника и более или менее удален от заднего конца тела паразита. Задний семенник крупнее переднего, и оба семенника значительно больших размеров, чем яичник. Размеры переднего семенника 0,22—0,28 × 0,32—0,40 мм, заднего — 0,26—0,32 × × 0,38—0,50 мм. Ближе к периферии семенников располагаются хорошо отграниченные друг от друга клетки спермагоний. Ядра их 0,004 мм диаметром, с одним ядрышком и большим количеством хроматиновых зерен. В зоне роста клетки, лежащие несколько разбросанно, ближе к центру семенника имеют более крупные ядра — 0,006 мм в диаметре, и содержат меньше хроматиновых зерен. В следующем, еще более центрально расположенном участке разбросаны группами сперматоциты, также с крупным ядром — 0,006 мм в диаметре. Сперматиды лежат пачками, в виде розеток, по 30 клеток в каждой цитофоре. Диаметр последних составляет 0,016 мм. Форма сперматид вытянутая, ядро перемещено к периферии клетки. Сперматозоиды нитеобразно вытянуты. От каждого семенника отходит кпереди по одному протоку, которые возле переднего края брюшной присоски сливаются в непарный vas deferens, образующий овальный семенной пузырек. Последний находится недалеко от переднего края брюшной присоски. От семенного пузырька отходит короткий семяизвергательный проток, открывающийся в половой клоаке мужским половым отверстием. Яичник расположен между желточником и задним семенником. Обычно яичник трехлопастной, но может иметь также 4—6 и более лопастей. Размер яичника 0,18—0,22 × 0,24—0,28 мм. Влево кпереди от яичника отходит яйцевод, в который впадает желточный проток. Имеется также лауреров канал, примыкающий к оотипу. Вблизи периферического слоя клеток яичника лежат овогонии с ядром около 0,004 мм в диаметре. Ближе к центру яичника располагаются яйцевые клетки. Желточники неправильно-овальной формы, с небольшими лопастями. Желточники нередко сильно вытянуты в поперечном к длинной оси тела червя направлении. Подобное строение желточников отличает данный вид от *Ph.* (*Ph.*) *folium*, у которых желточники цельнокрайные, овальные, и *Ph.* (*Ph.*) *pseudofolium*, у которых желточники более крупные, чем у первых двух видов, округлой формы, с небольшими лопастями. Размер желточников у *Ph.* (*Ph.*) *dogieli* 0,08—0,10 × 0,20—0,21 мм.

Клетки желточников неправильной многогранной формы до 0,012 мм в диаметре. Цитоплазма этих клеток сильно вакуолизирована. Ядро 0,006 мм в диаметре, с крупным ядрышком и большим количеством хроматиновых зерен. Матка расположена кзади от брюшной присоски. Петли ее тонкие, многочисленные и тесно перевитые друг с другом, расположены между ветвями, на ветвях и кнаружи от ветвей кишечника. Концевой отдел матки — метратерм — с сильно развитой мускулатурой, открывается женским половым отверстием, лежащим рядом с мужским в половой клоаке. Яйца овальные, размером 0,018—0,024 × ×0,39—0,040 мм, крупнее, чем у *Ph. (Ph.) folium* и *Ph. (Ph.) pseudofolium*.

Цикл развития данного вида был изучен Синицыным (1905) и описан им ошибочно для *Phyl. folium*.

Цикл развития *Ph. (Ph.) dogieli*

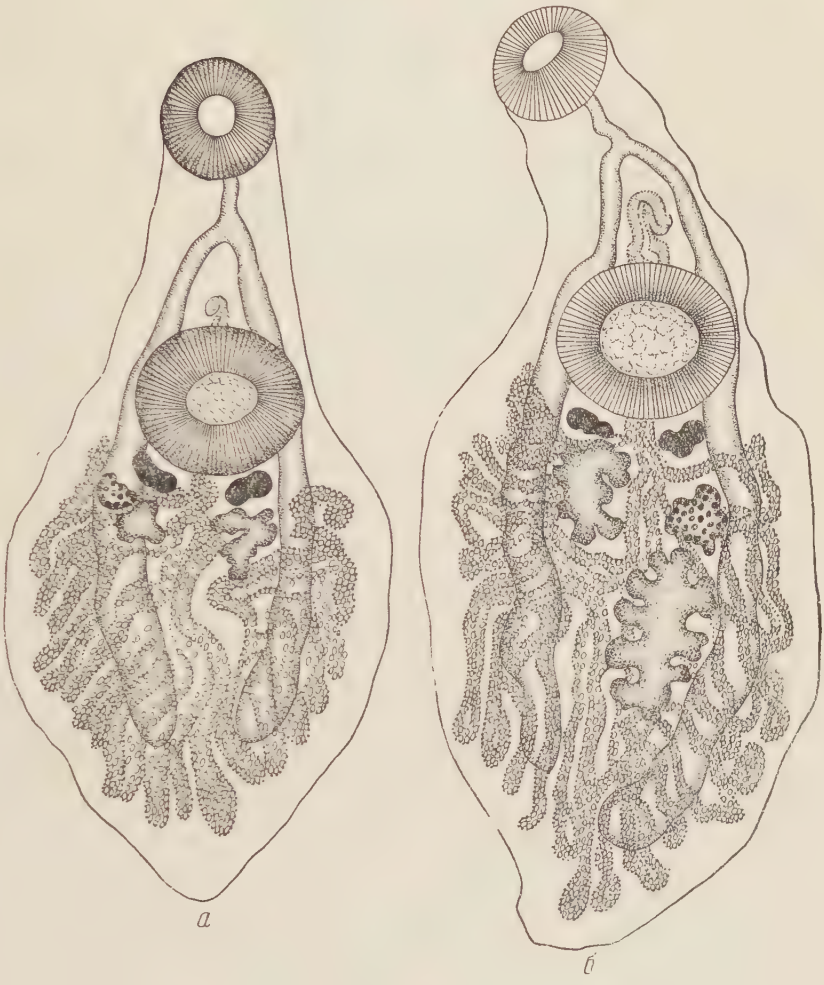
(Рис. 66—68)

Эмбриогония. Оплодотворение яйца сперматозоидом и взаимная ассимиляция мужских и женских половых клеток происходит в начальных отделах матки. «Сперматозоид плотно прилегает всей своей длиной к поверхности яйца, окружая его $1^1/_2$—2 раза. По мере того как яйцевая клетка движется вперед, она снабжается порцией желточных клеток и окружается скорлупой; сперматозоид становится постепенно короче и все более и более погружается в плазму яйца. Ядро яйцевой клетки в это время остается пока неизменным» (Синицын, 1905).

Бластомеры, образовавшиеся в результате дробления яйца, вначале неодинаковой величины и в некоторых случаях отделены друг от друга желточной массой. По мере дальнейшего дробления яйцо увеличивается в размерах от 0,018 × 0,032 мм в начале дробления до 0,036 × 0,054 мм в конце дробления. В конечном результате дробления в яйце образуется мирацидий. Эмбриогония происходит в теле мариты.

Мирацидий. Вышедший из яйца мирацидий имеет грушевидную форму с передним более узким и задним широким закругленным концами. Мирацидий выходит почти тотчас же, как яйцо попадает в воду. Мирацидий находится в непрестанном движении и способен энергично сокращать тело, меняя форму. Снаружи он одет ресничным покровом. Реснички прикреплены к эктодермальному слою, состоящему из 12 клеток. В передней, суженной части тела мирацидия находится довольно крупное, треугольной формы образование, заполненное зернистой массой, в которой имеется четыре ядра. Это треугольное образование Синицын (1905) считает кишкой.

Все внутреннее пространство тела мирацидия между эктодермальным слоем и кишкой заполнено не имеющими ясных границ клетками. Несколько ближе к заднему концу тела мирацидия расположена группа с более крупными, чем у всех остальных клеток, ядрами. Это — эмбриональные клетки, участвующие в образовании спороцисты при попадании мирацидия в тело промежуточного хозяина. Наконец, по бокам тела мирацидия, кзади от кишки, находится еще 12 клеток, каждая с крупным ядром и двумя ядрышками, из коих одно подковообразное. Цитоплазма этих клеток грубозернистая, как и у вышеописанных железистых клеток. Выделительная система представлена двумя пламеневидными воронкообразными клетками. От этих клеток отходит по одному извитому канальцу.



66

66. *Phyllodistomum* (*Phyllodistomum*) *dogieli* Pigulevsky, 1953
(по Пигулевскому, 1953)

Конечные фазы маритогонии

Мирацидий живет в воде до двух суток, после чего, не встретив промежуточного хозяина, погибает.

Спорогония. Промежуточным хозяином для данного вида паразита, как это было установлено Синицыным (1905), является двустворчатый моллюск — *Dreissena polymorpha*. Но возможно, что это не единственный промежуточный хозяин, а могут быть и другие. Процесс заражения дрейссены, по всей видимости, происходит путем не активного, а пассивного проникновения мирацидия в жаберную полость моллюска вместе с циркулирующей водой. За это мнение говорят отрицательные опыты с попыткой заражения изолированных жабер моллюска, проделанные Синицыным (1905). Этот автор помещал в сосуд, где находились мирацидии, жабры дрейссены, но «несмотря на то что мерцательный эпителий жаберных обрывков действовал в течение нескольких часов и опыт повторялся несколько раз, тем не менее результат всегда получался отрицательный: по истечении нескольких часов мирацидии умирали вблизи жабер, не прикрепившись к ним. Напротив, когда я пустил мирацидиев в сосуд с 5 дрейссенами, то уже на другой день в одной из них между жабрами я нашел молодую спороцисту, по величине мало отличающуюся от мирацидия» (Синицын, 1905).

На основании своих наблюдений Синицын пришел к выводу, что из материнской спороцисты образуются дочерние, которые сплошь заселяют жабры моллюска.

Спороциста. Молодая спороциста имеет овальную или грушевидную форму тела, до 0,1 мм длины. Движения ее, вначале очень оживленные, со временем становятся более вялыми. Первое поколение спороцист от 1 до 2 мм длины, неправильной формы. Кутикула их гладкая. Под кутикулой располагается мышечный слой, состоящий из двух систем тонких волокон, лежащих друг от друга на расстоянии 0,002—0,003 мм. Глубже мышечного слоя расположены трех родов клетки. Неправильной формы клетки с темной крупнозернистой цитоплазмой, размером 0,016 мм, крупным пузыревидным ядром и двумя ядрышками в каждой клетке, из коих одно подковообразное. Клетки со светлой мелкозернистой цитоплазмой, с неясными границами и также крупным пузыревидным ядром с двумя ядрышками. Клетки с менее крупным ядром, с тонкой хроматиновой сеткой, принадлежащие, повидимому, зародышевому эпителию. Стенки тела спороцисты окружают зародышевую полость, в которой находятся зародышевые клетки. Выделительная система представлена двумя канальцами, проходящими вдоль тела спороцисты, в которые по пути впадают придаточные сосуды, отходящие от пламеневидных воронкообразных клеток.

Спороцисты последней генерации от 4—5 мм до 8 мм длины. Форма тела их более или менее правильная, цилиндрическая, с закругленными концами. Поверхность тела спороцисты усажена коническими бугорками, расположенными без определенного порядка. Снаружи спороциста одета кутикулой 0,004—0,008 мм и даже до 0,024 мм толщиной. Мускульный слой выражен, повидимому, значительно слабее. Третий, внутренний слой состоит из клеток, претерпевших в большинстве случаев жировое перерождение, вследствие чего спороцисты последней генерации молочно-белого цвета. Стенки спороцисты окружают внутреннюю полость, в которой развиваются церкарии. Кишечник у дочерних спороцист отсутствует.

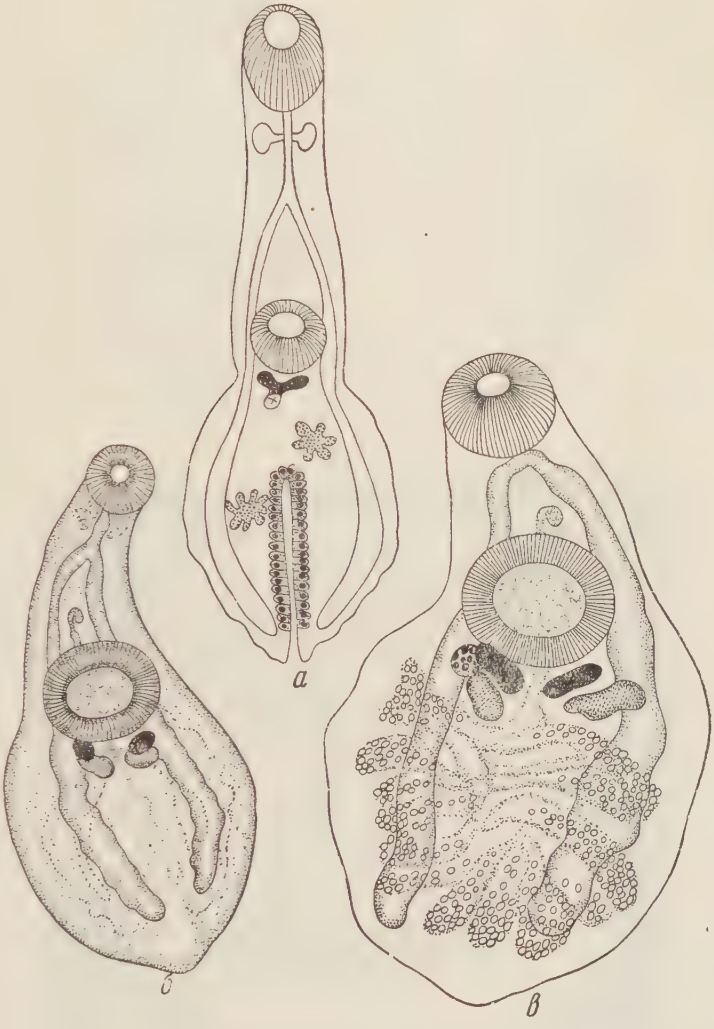
Церкарий. В дочерних спороцистах развиваются 12—14 церкариев, цилиндрической формы. Со временем, однако, тело церкария уплощается. У молодых церкариев имеется зачаток хвоста в виде небольшого

выступа в задней части тела, но с развитием церкария хвост не увеличивается, а редуцируется, задний конец тела закругляется. Таким образом, церкарии *Ph.* (*Ph*) *dogieli* принадлежит к числу бесхвостых. На переднем конце тела церкария помещается ротовая присоска. В средней части тела, ближе к заднему концу, помещается брюшная присоска, одинаковая по величине с ротовой. Пищевод длинный, трубковидный, образуется из клеточных элементов, составляющих затем его эпителий. Ветви кишечника сравнительно толстые, доходят до заднего конца тела церкария. Экскреторное отверстие — в заднем конце тела.

Экскреторный пузырь щелевидный, с толстой стенкой, состоящей из цистогенных клеток. Зачатковые половые органы развиты слабо.

Церкарий инцистируется в спороцисте. Процесс инцистирования происходит обычным путем. Церкарий сворачивается клубочком и начинает вращаться вокруг своей оси, выделяя из экскреторного пузыря содержимое цистогенных клеток, которое окружает тело церкария цистой. В процессе инцистирования происходят изменения в строении тела. Церкарий увеличивается в размерах, задняя часть тела расширяется, стенки экскреторного пузыря утончаются, просвет его становится шире. Зачатковые половые органы расположены компактно вблизи брюшной присоски. Яичник и желточники не разделены друг от друга. Матка отсутствует.

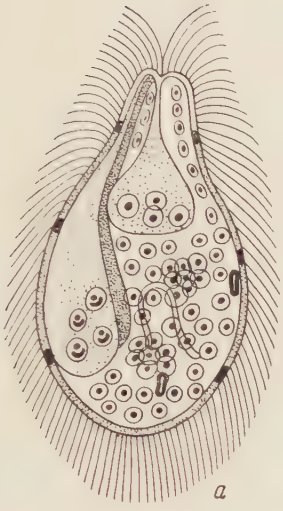
Заражение дефинитивных хозяев. Спороциста последней генерации с находящимися в ней инцистированными церкариями покидает тело моллюска и, благодаря обилию жира в стенках ее тела, всплывает на поверхность воды. Рыба, проглотившая такую спороцисту, заражается *Ph.* (*Ph*) *dogieli*. Синицыным (1905) был поставлен следующий опыт искусственного заражения рыб подобными инцистированными в спороцисте церкариями. «Были взяты пять молодых карасей и столько же лещей, которые около года прожили у меня в неволе, и рассажены каждый в отдельный аквариум. Когда рыбы освоились с новым помещением, я пустил в каждый аквариум по одной свежей спороцисте — рыбки немедленно проглотили их. 1) Через 1 час после кормления были вскрыты один карась и один лещ: в тонкой кишке, недалеко от желудка, были обнаружены молодые «дистомки», уже освободившиеся из цист и оживленно двигавшиеся; 2) в двух рыбках, вскрытых через два часа, эти же «дистомы» оказались уже в конечном отделе кишки; 3) через 24 часа, вскрывши зараженных рыб, я не нашел уже «дистом» в кишке, но зато нашел их в мочеточниках, хотя и в меньшем количестве, чем следовало бы ожидать; 4) оставшиеся четыре рыбки (два леща и два карася) были вскрыты через 2 недели: в трех из них в мочеточниках были найдены молодые *Ph. folium* с хорошо выраженным желточником, яичником и семенниками; яйца еще не образовались. Таким образом, из результатов этих опытов можно вывести следующие заключения: 1. Рыбы заражаются *Ph. folium* (*Ph.* (*Ph*). *dogieli*.— *С. П.*) без посредства передаточного хозяина. 2. «Дистомы», освободившись в желудке или начальной части кишки от цисты, проходят через весь кишечник, выходят из него через анальное отверстие, переползают на мочеполовой сосочек и оттуда через мочевой пузырь проникают в мочеточники. 3. Церкарии освобождаются из цист под влиянием кишечного сока хозяина в течение первого часа их пребывания в нем. 4. Время, потребное для прохождения всего кишечного канала рыбы, равняется приблизительно двум часам. 5. Из попавших в кишечник рыбы церкариев достигает мочеточников только $^1/_3$. 6. Половая зрелость и продукция яиц начинается не ранее, как по истечении 2 недель пребывания молодой «дистомы» в мочеточниках рыб» (Синицын, 1905). Мы



67

67. *Phyllodistomum* (*Phyllodistomum*) *dogieli* Pigulevsky, 1953

а — по Синицыну, 1905; *б* и *в* — по Пигулевскому, 1953



а

в

б

68

68. ***Phyllodistomum*** (*Phyllodistomum*) *dogieli* Pigulevsky, 1953 (по Синицыну, 1905)
а — мирацидий; *б* — разрез через спороцисту; *в* — церкарий

полагаем, что взгляд Синицына на проникновение молодых филлодистом из кишечного тракта через мочеполовой сосочек в мочевой пузырь рыб сомнителен. В этом отношении необходимо исключить гематогенный путь проникновения паразитов в почки и дальше, в мочеточники и мочевой пузырь.

Маритогония. У самых молодых паразитов, имевшихся в моем распоряжении, часть тела, расположенная кпереди от брюшной присоски, почти такой же длины, как и задняя, дисковидная. Длина передней части тела червя 0,6 мм, задней — 0,7 мм. Обе присоски круглые. Размер ротовой присоски 0,2 мм, брюшной — 0,3 мм в диаметре. Пищевод трубковидный, сравнительно короткий. Ветви кишечника простые, трубковидные, немного не доходят до заднего конца тела червя. Развилок кишечника ближе к ротовой, чем к брюшной присоске. Экскреторное отверстие в заднем конце тела червя. Экскреторный пузырь длинный, тонкий, трубковидный. Яичник, желточники и семенники расположены компактно тотчас же позади брюшной присоски. Семенники правильной овальной формы, расположены на одном уровне друг против друга, недалеко от заднего края брюшной присоски, возле кишечных ветвей. Правый семенник лежит позади желточника, левый — позади яичника. Оба семенника одинаковых размеров, 0,06 × 0,08 мм. Яичник также правильной овальной формы, находится между левым семенником и желточником, с которым он соединен перемычкой. Яичник меньших размеров, чем семенники. Размер яичника — 0,03 × 0,05 мм. Желточники правильной овальной формы, лежат возле заднего края брюшной присоски. Оба желточника одинаковых размеров, 0,04 × 0,06 мм. Матка еще не развита. Дальнейшие изменения, в зависимости от возраста паразита, сводятся к постепенному увеличению в размерах главным образом за счет задней расширенной части тела червя. При этом изменяются взаимоотношения между длиной передней и задней частей тела паразита. Эти различия в длине обеих частей тела червя можно представить начиная от молодых до взрослых половозрелых паразитов, как 3 : 3,5; 3 : 5; 4 : 6; 4,5 : 8. Таким образом, в период маритогонии передняя, узкая часть тела червя увеличивается в 1,5 раза, тогда как задняя, расширенная — почти в 2,5 раза. Соотношение в величине ротовой и брюшной присосок от молодых до половозрелых паразитов можно представить как 1 : 1; 1 : 1,5; 1 : 1,7; 1 : 2. В связи с этим у паразитов данного вида брюшная присоска увеличивается в процессе маритогонии в значительно большей степени, чем ротовая. У паразитов, только что вышедших из цисты, обе присоски почти равны друг другу; у взрослой мариты брюшная присоска превышает ротовую в 1,5—2 раза. Форма и расположение яичника, желточников и семенников в процессе маритогонии также претерпевают значительные изменения. У молодых они расположены компактно вблизи заднего края брюшной присоски. У половозрелой мариты лежат разреженно. Форма семенников, яичника и желточников у молодых паразитов цельнокрайная, овальная. В процессе маритогонии семенники, яичник и желточники увеличиваются в размерах и становятся лопастными. Матка, не развитая у молодых особей, на средних этапах маритогонии имеет короткие толстые, слабо извитые петли, сначала нисходящие, а затем и восходящие. У взрослых половозрелых червей петли матки многочисленные, тонкие, длинные и сильно извитые. При сравнении молодых паразитов *Ph.* (*Ph.*) *dogieli* с таковыми же *Ph.* (*Ph.*) *folium* резко бросается в глаза совершенно иная форма тела того и другого вида, разное расположение брюшной присоски и половых органов.

Нижеприведенная таблица дает представление об этих отличиях.

	Ph. (Ph.) dogieli	*Ph. (Ph.) folium*
Форма тела	яйцевидная	ланцетовидная
Расположение брюшной присоски	в передней половине тела червя	в задней трети тела червя
Расположение яичника, желточников и семенников	далеко от заднего конца тела червя	вблизи заднего конца тела червя
Отношение передней части тела к задней	3 : 3,5	4,8 : 3

Таким образом, на ранних стадиях маритогонии эти два вида еще более резко отличаются друг от друга, чем взрослые мариты.

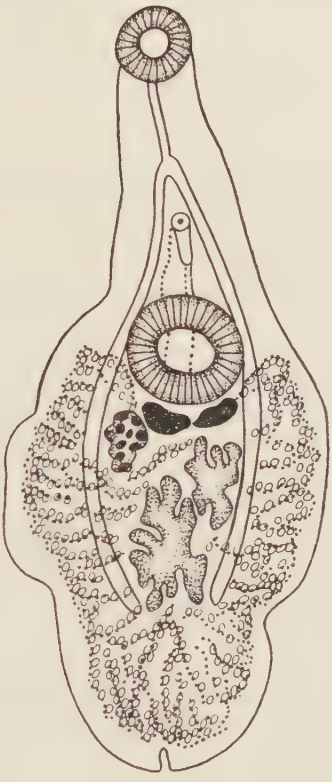
Литература: Синицын, 1905, стр. 68—112; Lühe, 1909, стр. 100; Travassos, 1923, стр. 7; Попов, 1926, стр. 64—72; Маркевич, 1932; Маркевич, 1934, стр. 39—40; Маркевич, 1937, стр. 363—379; Никольская, 1939; Захваткин, 1946, стр. 71—77; Столяров, 1947; Петрушевский, Мосевич и Щупаков, 1948, стр. 75.

Phyllodistomum (*Phyllodistomum*) *fausti* Pearse, 1924

(Рис. 69)

Хозяин: рыба *Aplodinotus gruniens* из сем. *Scienidae*.
Локализация: мочевой пузырь.
Место обнаружения: США (Висконсин).

Описание вида (по Пирсу 1924). Форма тела паразита грушевидная. На уровне брюшной присоски тело червя разделяется на две части: переднюю, узкую, вытянутую наподобие конуса, с вершиной возле брюшной присоски, и заднюю, расширенную, неправильной овальной формы. Тело уплощено в дорзо-вентральном направлении. Кутикула гладкая. Длина паразита 4,77 мм. Наибольшая ширина в задней, расширенной части тела червя — 2 мм. Ротовая присоска круглая, 0,45 мм в диаметре. Брюшная присоска также круглая, значительно крупнее ротовой, 0,7 мм в диаметре. Пищевод трубковидный, довольно длинный, 0,7 мм длины и 0,05 мм ширины. Ветви кишечника простые, трубковидные, далеко не доходят до заднего конца тела паразита. Диаметр просвета кишечной трубки 0,1 мм. Развилок кишечника расположен посередине между ротовой и брюшной присоской. Яичник, желточники и семенники лежат довольно близко друг от друга. Семенники овальной формы, фестончато-лопастные, расположены между ветвями кишечника, недалеко от их слепых концов и позади желточников и яичника. Лежат семенники по диагонали, один впереди другого: передний у правой кишечной ветви, задний — на середине между стволами кишечника, возле их слепых концов. Размеры переднего семенника 0,35 × 0,65 мм, заднего — 0,45 × 0,8 мм. Мужской концевой половой аппарат представлен семенным пузырьком овальной формы — 0,3 мм длины и 0,17 мм ширины. Он расположен посередине между развилком кишечника и передним краем брюшной присоски. Мужское половое отверстие лежит рядом с женским. Желточники не совсем правильной овальной формы, находятся вблизи заднего края



69

69. *Phyllodistomum* (*Phyllodistomum*) *fausti* Pearse, 1924
(по Пирсу, 1924)

брюшной присоски, между ветвями кишечника. Их длинная ось лежит перпендикулярно к длинной оси тела червя. Размер желточников 0,13 × × 0,25 мм. Яичник лопастной, расположен возле левой кишечной ветви между левым желточником, несколько сбоку от него, и задним семенником, несколько кпереди, напротив переднего семенника. Размер яичника 0,32 × 0,42 мм. Матка находится кзади от брюшной присоски. Бо́льшая часть петель матки расположена кнаружи от кишечных ветвей, меньшая часть — между стволами кишечника. Яйца овальной формы, размером 0,037 × 0,028 мм.

Литература: Pearse, 1924, стр. 153—154; Lewis, 1935, стр. 103—117; Bhalerao, 1937, стр. 107—109.

Phyllodistomum (*Phyllodistomum*) *lesteri* Wu, 1938

(Рис. 70)

Хозяева (экспериментально): бычок (*Odonthobutis obscura* из сем. *Gobiidae*) и косатка (*Pseudobagrus fulvidraco* из сем. *Bagridae*).

Локализация: мочевой пузырь.

Место обнаружения: Китай (Киангсу).

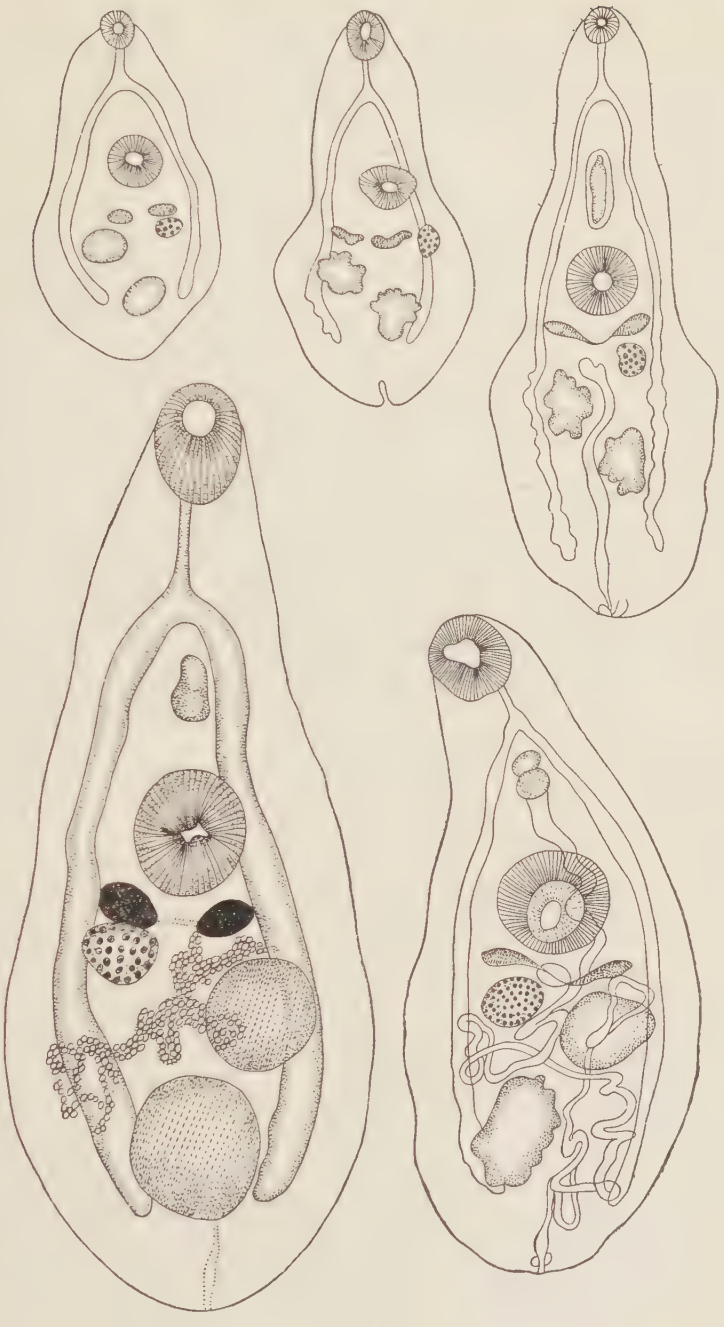
Историческая справка. Приводимый ниже вид был получен Ву (Wu, 1938) при искусственном заражении рыб метацеркариями, найденными у рачков *Palaemon asperulus* и *P. nipponensis*. Ву скормил инцистированных метацеркариев бычку и косатке и затем наблюдал процесс маритогонии паразита у вышеназванных рыб. Однако являются ли эти рыбы настоящими дефинитивными хозяевами для данного вида паразита — остается невыясненным, так как Ву ничего не сообщает о находках *Ph.* (*Ph*) *lesteri* у бычка и косатки в природных условиях. Вместе с тем, годом раньше Ву (1937) описал другого паразита от того же хозяина — бычка, но не определил его до вида. Он ничего не сообщает нового об этой находке и во второй своей работе, где описывает *Ph. lesteri*. Однако Ву (1938) упоминает о каких-то новых видах паразитов, которых называет *Ph. catostomi*, *Ph. cotti* и *Ph. umbrae*, но ни рисунков, ни описания их не приводит ни в одной из своих работ. В связи с этим Стин (Steen, 1938) совершенно справедливо замечает, что Ву, указывая только названия новых видов без их описания и без рисунков паразитов, ничего нового не вносит в науку. Я попытался сравнить *Ph. lesteri* Wu, 1938 с его другим видом — *Phyl. spec.* Wu 1937, являющимся, так же как и первый, паразитом бычка. В результате сравнения выяснилось, что это совершенно разные виды. В то время как длина более молодой особи *Ph. lesteri* достигает 5,9 мм, при ширине 2,9 мм, у *Phyl. spec.* длина взрослого половозрелого паразита едва достигает 0,9 мм, т. е. в 6 раз меньше, при ширине тела 0,8 мм. Такая же разница оказалась в размерах ротовой и брюшной присосок, семенников, яичника и яиц. Различны и положения желточников, яичника и семенников по отношению к брюшной присоске у того и другого паразита. Поэтому эти виды являются самостоятельными. При сравнении *Ph. sinense* Wu, 1937, являющегося также паразитом бычка, с *Ph. lesteri*, выяснилось, что и эти виды несходны друг с другом. У них также разные размеры тела и разное строение половых органов. Особенно резкие различия у обоих видов в строении желточников. У *Ph. lesteri* желточники цельнокрайные, овальные, сильно вытянутые в поперечном к длинной оси тела червя направлении, тогда как у *Ph. sinense* они лопастные. Следовательно, и эти виды разные.

Описание вида (по Ву, 1938). Форма тела паразита яйцевидная, с заостренным передним концом и тупо закругленным задним концом тела. Часть тела, расположенная кзади от брюшной присоски, шире, чем та часть, которая расположена кпереди от нее. Тело червя уплощено в дорзо-вентральном направлении. Кутикула гладкая. Длина паразита 3,5—5,9 мм; наибольшая ширина 1,8—2,9 мм. Ротовая присоска округлой формы, размером 0,38—0,64 × 0,33—0,67 мм. Брюшная присоска также округлой формы, крупнее ротовой, размером 0,57—0,95 × 0,59—1,0 мм. Пищевод относительно длинный, трубковидный. Ветви кишечника простые, трубковидные, немного не доходят до заднего конца тела червя. Развилок кишечника находится посередине между ротовой и брюшной присосками. Семенники овально-округлые, цельнокрайные, реже с небольшими лопастями, расположены между ветвями кишечника, кзади от брюшной присоски, ближе к заднему концу тела червя. Лежат семенники кзади от желточников и яичника, несколько наискось один позади другого. Размеры переднего семенника 0,45—0,77 × 0,54—0,86 мм, заднего — 0,54—1,08 × 0,52—0,86 мм. Половая бурса лежит далеко кпереди от брюшной присоски, вблизи развилка кишечника. Желточники правильной овальной формы, цельнокрайные, расположены на некотором расстоянии от заднего края брюшной присоски. Длинной осью желточники лежат перпендикулярно к длинной оси тела червя. Размер левого желточника 0,33 × 0,19 мм, правого 0,30 × 0,19 мм. Яичник не совсем правильной овальной формы, цельнокрайный, находится кзади от одного из желточников; размер его 0,24—0,51 × 0,29—0,50 мм. Матка недоразвита, с небольшим числом петель, находится кзади от брюшной присоски между ветвями кишечника. Яйца овальные, размером 0,029—0,062 × 0,025—0,033 мм.

Цикл развития

Развитие этого паразита в первом промежуточном хозяине не изучено. Вторым промежуточным хозяином являются, по данным Ву (1938), рачки *Palaemon asperulus* и *P. nipponensis*, у которых в печени были обнаружены цисты с метацеркариями *Ph. lesteri*. Цисты округлой формы, размером 0,021—0,025 мм в диаметре. В апреле и мае Ву скармливал печень рачка с заключенными в ней цистами и метацеркариями филлодистом бычкам *Odonthobutis obscura* и косатке *Pseudobagrus fulvidraco* с положительным результатом.

Прогенез. В печени рачка, кроме того, были обнаружены молодые паразиты яйцевидной формы с более суженным передним концом тела. Длина паразита 1,9 мм; наибольшая ширина 0,78 мм. Ротовая присоска круглая, 0,19 мм в диаметре. Брюшная присоска также круглая, расположена ближе к переднему, чем к заднему концу тела червя; ее размер вдвое больше ротовой — 0,37 мм в диаметре. Пищевод средних размеров, трубковидный. Ветви кишечника простые, трубковидные, до заднего конца тела паразита не доходят. Развилок кишечника находится ближе к ротовой, чем к брюшной присоске. Экскреторное отверстие в заднем конце тела паразита. Экскреторный пузырь длинный трубковидный, слегка извитой. На уровне яичника в экскреторный пузырь впадают слева и справа по одному выносящему экскреторному сосуду. Передний семенник круглый, 0,14 мм в диаметре; задний — 0,12—0,20 мм. Желточники овальные, вытянуты в поперечном к длинной оси червя направлении. Размеры левого желточника 0,05 × 0,02 мм, правого 0,1 × 0,06 мм. Оба желточника



70

70. *Phyllodistomum* (*Phyllodistomum*) *lesteri* Wu, 1938 (по By, 1938)
Маритогония

расположены вблизи заднего края брюшной присоски, между ветвями кишечника. Яичник круглый, расположен между желточником и задним семенником. Размер яичника 0,08 мм в диаметре. Матка у этих молодых паразитов еще совершенно не развита. Размеры более взрослых паразитов 1,9—5,3 мм длины и 0,7—0,17 мм ширины. Форма тела паразита яйцевидная. Ротовая присоска 0,16—0,59 × 0,17 — 0,57 мм; средние размеры — 0,37 × 0,35 мм. Брюшная присоска, расположенная в передней половине тела червя, крупнее ротовой, размером 0,29—0,73 × 0,24—0,76 мм; средние размеры — 0,47 × 0,48 мм. Соотношение размеров ротовой и брюшной присосок может быть представлено, как 1 : 1,2; 1 : 1,3. Пищевод трубковидный. Ветви кишечника простые, трубковидные, до заднего конца тела паразита немного не доходят. Передний семенник неправильно-овальной формы, иногда с небольшими лопастями, расположен по диагонали, против яичника. Размер переднего семенника 0,10—0,70 × 0,10—0,79 мм; средние размеры — 0,33 × 0,34 мм. Задний семенник несколько крупнее, чем передний, расположен наискось кзади по отношению к переднему семеннику и на некотором расстоянии кзади от яичника. Размер заднего семенника 0,12—0,86 × 0,10—0,72 мм; средние размеры 0,33 × 0,38 мм. Оба семенника по размерам превосходят яичник. Семенной пузырек овальный, расположен ближе к бифуркации кишечника, чем к переднему краю брюшной присоски. Половое отверстие находится несколько кзади от развилка кишечника. Яичник неправильно овальной формы, расположен позади желточника, кпереди от заднего семенника и по диагонали против переднего семенника. Размер яичника 0,09—0,39 × 0,08—0,41 мм; средние размеры 0,16 × 0,23 мм. Матка развита слабо: имеется только нисходящая петля.

Литература: Wu, 1937, стр. 209—213; Wu, 1938, стр. 4—19; Steen, 1938, стр. 201—210.

Phyllodistomum (*Phyllodistomum*) *lohrenzi* (Loewen, 1935)

Синоним: *Catoptroides lohrenzi* Loewen, 1935

(Рис. 71)

Хозяин: рыба *Apomotis cyanellus* из сем. *Contrarchidae*.
Локализация: мочевой пузырь.
Место обнаружения: США (Канзас).

Описание вида (по Левену, 1935). Форма тела грушевидная. На уровне брюшной присоски тело паразита явственно подразделено на две части: переднюю, лежащую кпереди от брюшной присоски, более узкую, и заднюю в виде широкого, неправильной формы, диска с зазубренными краями. Тело червя уплощено в дорзо-вентральном направлении. Кутикула гладкая. Длина паразита 6 мм; наибольшая ширина в задней, дисковидной части тела 3 мм. Ротовая присоска округлой формы, 0,326—0,454 мм в диаметре. Брюшная присоска также округлой формы, расположена в передней трети тела червя, несколько больших размеров, чем ротовая, от 0,340—0,383 мм до 0,483—0,497 мм в диаметре, находится на расстоянии 0,45—1,2 мм от переднего конца тела паразита. Пищевод трубковидный, изогнутый, относительно короткий. Ветви кишечника простые, трубковидные, до заднего конца тела паразита не доходят. Развилок кишечника находится ближе к ротовой, чем к брюшной, присоске. Выделительная система, согласно данным Берда, Винера и Рейбера (Byrd, Venard

and Reiber, 1940) устроена следующим образом. Экскреторное отверстие находится в заднем конце тела червя и расположено вентрально. Оно снабжено мускульным сфинктером. Экскреторный пузырь длинный, трубковидный, слегка изогнутый, с небольшим расширением вблизи сфинктера. На уровне яичника и переднего семенника справа и слева в экскреторный пузырь впадает по одному крупному выносящему экскреторному сосуду. Эти сосуды на уровне желточников делятся на две ветви: переднюю и заднюю. В каждую из ветвей вливаются капиллярные сосуды, начинающиеся пламеневидными клетками. Клетки эти заложены в толще паренхимы группами по четыре. Яичник, желточники и семенники расположены позади брюшной присоски, между ветвями кишечника, близко друг от друга. Семенники крупные фестончато-лопастные, расположены наискось один позади другого. Передний семенник лежит на одном уровне с яичником, тотчас же позади желточника, возле кишечной ветви. Задний семенник находится между ветвями кишечника, вблизи их слепых концов, более или менее далеко от заднего конца тела червя и на некотором расстоянии кзади от яичника. Задний семенник крупнее переднего, и оба семенника вдвое крупнее яичника. Циррус отсутствует. Семенной пузырек овальный, расположен кпереди от брюшной присоски. Половое отверстие находится посередине между передним краем брюшной присоски и развилком кишечника. Желточники цельнокрайные, овальные, расположены возле заднего края брюшной присоски. Они лежат своей длинной осью перпендикулярно к длинной оси тела червя. Размер желточников 0,092—0,0156 × 0,156—0,312 мм. Яичник лопастной, расположен между желточником и задним семенником, напротив переднего семенника. Размер яичника 0,185—0,255 × 0,312—0,398 мм. Матка расположена кзади от брюшной присоски; бо́льшая часть ее петель лежит кнаружи от кишечных ветвей. Яйца овальной формы, размером 0,027 × 0,034 мм.

Литература: Loewen, 1935, стр. 194—196; Bhalerao, 1937, стр. 107—109; Byrd, Venard and Reiber, 1940, стр. 407—420.

Phyllodistomum (*Phyllodistomum*) *megalorchis* Nybelin, 1926

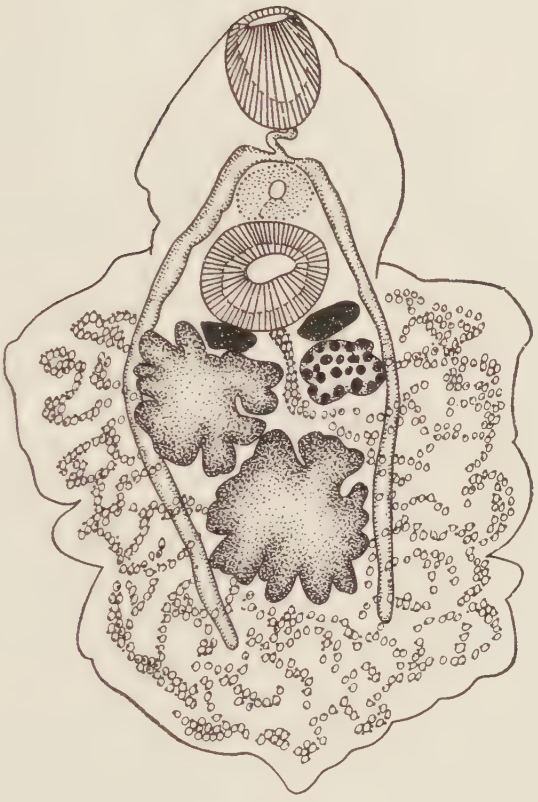
(Рис. 72)

Хозяева: налим (*Lota lota* из сем. *Gadidae*), таймень (*Salmo trutta* из сем. *Salmonidae*), хариус (*Thysmallu thymallus* из сем. *Thymallidae*) и гольян (*Phoxinus phoxinus* из сем. *Cyprinidae*).

Локализация: мочевой пузырь.

Места обнаружения: Швеция (Упсала), СССР (Северная Двина, р. Юг, оз. Юкловское — Карело-Финская ССР, рр. Обь, Иртыш, Салехард).

Историческая справка. Впервые этот вид был описан Нибелиным (1926), обнаружившим его у налима, лосося-тайменя, хариуса и гольяна. Спустя один год после Нибелина этот паразит был обнаружен и в СССР 32-й и 38-й Союзными гельминтологическими экспедициями на Северную Двину. Гнедина и Савина (1930) сообщили о его нахождении у налима, пойманного в р. Юг — притоке Северной Двины. В 1934 году Маркевич обнаружил этот вид у налима оз. Юкловское (Карело-Финская ССР). Петрушевский, Мосевич и Щупаков (1948) и Петрушевский и Бауер (1948) сообщают о нахождении данного вида у налима Оби и Иртыша (Салехард). Я нашел его у тайменя в Северной Двине.



71

71. *Phyllodistomum* (*Phyllodistomum*) *lohrenzi* (Loewen, 1935)
(по Левену, 1935)

Работы русских паразитологов показали, что из всех тех хозяев, которые были приведены Нибелином для *Ph.* (*Ph.*) *megalorchis*, наиболее частым является налим. Эта рыба оказалась зараженной от 6,6% (Петрушевский, Мосевич и Щупаков, 1948) до 46,6% (Гнедина и Савина, 1930). Паразит был найден только в северной Европе и северной Азии, но не обнаружен у рыб Днепра, Волги и других рек, а также озер средней и южной Европы и в Азии на восток от Обского бассейна.

На основании изучения найденных мной паразитов, а также после просмотра препаратов *Ph.* (*Ph.*) *megalorchis*, предоставленных мне В. А. Догелем, А. И. Маркевичем, Г. К. Петрушевским и др., я смог внести небольшие дополнения в описание паразита, приведенное Нибелином (1926).

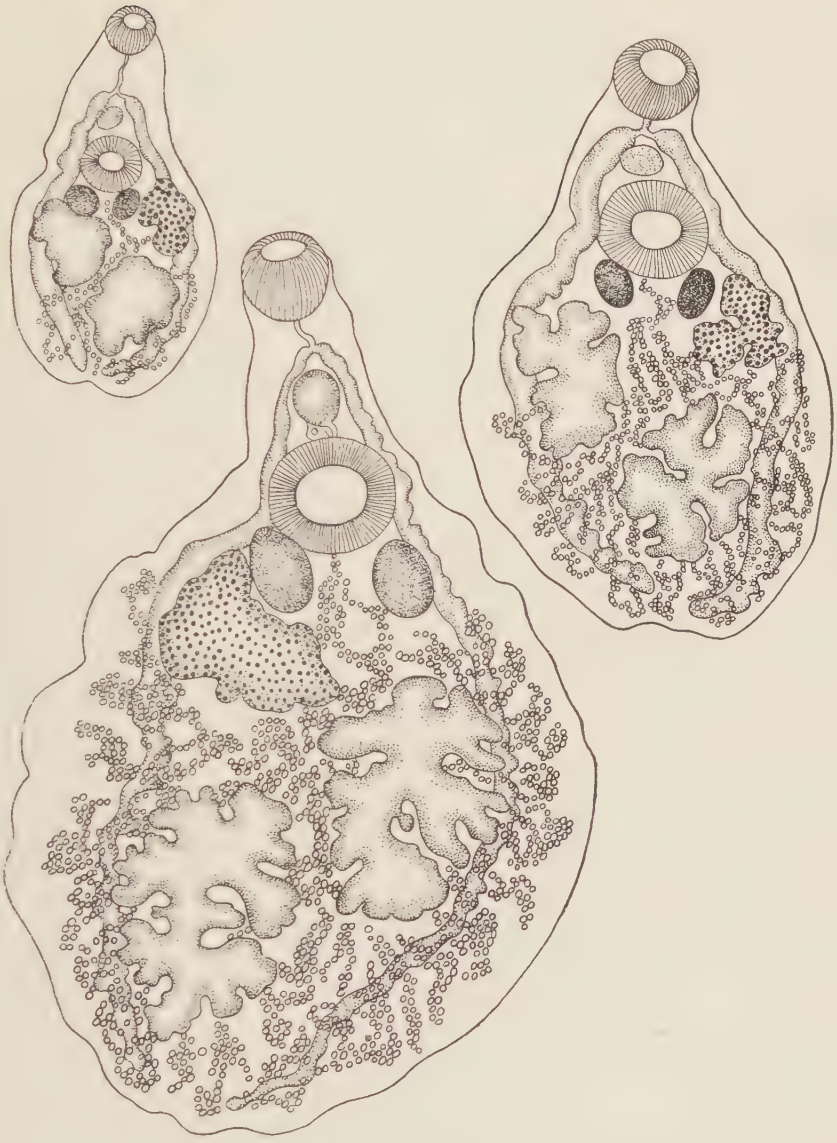
Описание вида. Форма тела паразита грушевидная. Кпереди от брюшной присоски тело червя узкое, вытянутое наподобие конуса, вершина которого находится возле ротовой присоски. Кзади от брюшной присоски тело червя расширено в виде довольно правильного овального диска. Передняя узкая часть тела паразита в два раза короче задней дисковидной. Тело уплощено в дорзо-вентральном направлении. Кутикула гладкая. Длина паразита 3,5—5,4 мм (Нибелин, 1926), но иногда достигает 9,96 мм (Гнедина и Савина, 1930). Средние, наиболее часто наблюдаемые размеры тела паразита, по моим измерениям, 3,8—4,3 мм. Наибольшая ширина тела червя 1,6—2,3 мм (Нибелин, 1926), крайние пределы — 2,75 мм (Гнедина и Савина, 1930), средние размеры 2,3—2,5 мм (по моим измерениям). Ротовая присоска, по моим измерениям, в среднем 0,36 × 0,38 мм в диаметре. Брюшная присоска, расположенная в передней трети тела червя, на границе между узкой и расширенной его частями, 0,33—0,44 мм в диаметре (Нибелин, 1926). По моим измерениям, брюшная присоска значительно крупнее, чем это указывает Нибелин; она достигает 0,56 мм в диаметре, тогда как средние размеры у большинства взрослых половозрелых паразитов составляют 0,50—0,52 мм в диаметре. Размеры ротовой присоски — 0,46 × 0,36 мм, а брюшной 0,32 × 0,30 мм, приведенные в работе Гнединой и Савиной (1930), судя по рис. 5 их работы, необходимо читать наоборот: ротовой — 0,32×0,30 мм, а брюшной —0,46×0,36 мм. Соотношение размеров ротовой и брюшной присоски как 4 : 5, которое указывает Нибелин, несколько не согласуется с тем, что было получено мной при измерении большого количества паразитов, а именно 4 : 5,6. Пищевод трубковидный, прямой или изогнутый, 0,5—0,93 мм длины. Ветви кишечника простые, трубковидные, слегка изогнутые, нередко с небольшими вздутиями. До заднего конца тела червя ветви кишечника немного не доходят. Развилок кишечника находится ближе к ротовой, чем к брюшной присоске. Яичник, желточники и семенники расположены более или менее компактно, кзади от брюшной присоски, между ветвями кишечника. Семенники крупные, фестончато-лопастные, расположены наискось один впереди другого. Передний семенник лежит на одном уровне или несколько кзади и наискось против яичника. Задний семенник находится далеко кзади от яичника. Размер переднего семенника 0,40—0,80×0,85—1,22 мм, заднего, более крупного, чем передний,— 0,56—0,99 × 0,97—1,38 мм. Концевой половой аппарат наиболее обстоятельно описан Гнединой и Савиной (1930). «В передней, узкой части тела, между развилком кишечника и передним краем брюшной присоски, располагается ves. seminalis, состоящий из двух отделов (складок), длиной 0,40 мм; концевой мужской аппарат снабжен простатическими железами, образующими розетку. Наличие двух отделов ves. seminalis и pars prostatica не было указано Нибелином. Женское половое отверстие располагается от мужского полового отверстия по медианной

линии кзади» (Гнедина и Савина 1930). Желточники парные, компактные, бобовидной или овальной формы, находятся между ветвями кишечника, возле заднего края брюшной присоски. Оба желточника одинаковых размеров, 0,15—0,26 × 0,24—0,36 мм. Яичник лежит сбоку или кзади от желточников, на уровне переднего края переднего семенника. Яичник со многими, иногда очень крупными лопастями; размер яичника 0,28—0,52 × 0,39—0,82 мм. Матка расположена кзади от брюшной присоски; ее многочисленные петли находятся между ветвями и кнаружи от ветвей кишечника. Яйца овальные, их размер 0,022 × 0,033 мм; в зрелых яйцах, размером 0,040—0,048 × 0,059—0,063 мм, заключен вполне зрелый мирацидий.

Цикл развития *Ph.* (*Ph.*) *megalorchis*

Развитие паразита от яйца до церкария не изучено. По мнению Нибелина (1926), церкарий данного вида должен быть отнесен к зибольдовскому — *Cercaria armata*. Длина церкария равна 0,3 мм. Поперечное сечение молодой цисты — 0,20 мм, более старой — 0,28 мм. Длина отпрепарированных молодых паразитов различных возрастов — от 0,35 мм до 0,92 мм, ширина от 0,15 мм до 0,25 мм. Форма тела яйцевидная, с несколько более суженным передним концом; у более крупных паразитов задняя часть тела несколько расширена. Ротовая присоска круглая, 0,067—0,088 мм. Брюшная присоска также круглая, расположена посередине между передним и задним концами тела червя, крупнее ротовой, размером 0,090—0,110 мм. Соотношение размеров ротовой и брюшной присосок у молодых червей — как 3 : 4, у более взрослых — как 4 : 5. Пищевод трубковидный, прямой или изогнутый. Ветви кишечника простые, трубковидные, немного не доходят до заднего конца тела червя. Развилок кишечника посередине между присосками или ближе к ротовой присоске. Позади ротовой присоски по бокам от пищевода находятся стилетовые железы. Стилет отсутствует. Примордиальные половые органы хорошо различимы, мелки. У более молодых паразитов яичник, желточники и семенники более или менее одинаковые, круглые. У более взрослых семенники и яичник крупнее желточников. Семенники расположены по диагонали один против другого, по бокам от крупного, с широким просветом, экскреторного пузыря. Яичник лежит на одном уровне с передним семенником. Желточники мелкие, округлой формы, находятся возле заднего края брюшной присоски.

Проглоченные дефинитивным хозяином цисты, под влиянием пищеварительных соков хозяина, растворяются еще в желудке рыбы. Вышедший из цисты паразит проникает в кишечник, откуда, повидимому, гематогенным путем, достигает мочевого пузыря. Вначале паразит растет быстро, но с течением времени рост его сильно замедляется. У молодых паразитов, 1,78 мм длины и 0,86 мм ширины, форма тела грушевидная. Кпереди от брюшной присоски тело червя несколько сужено, конической формы; кзади от брюшной присоски — яйцевидно-овальное. Тело уплощено в дорзо-вентральном направлении. Кутикула гладкая. Ротовая присоска круглая, 0,22 мм в диаметре. Брюшная присоска овальная, лежит почти посередине между передним и задним концом тела червя; размер ее 0,26 × × 0,29 мм. Пищевод тонкий, трубковидный, слегка изогнутый, 0,14 мм длины. Ветви кишечника простые, трубковидные, немного не доходят до заднего конца тела паразита. Развилок кишечника находится посередине между ротовой и брюшной присосками. Экскреторное отверстие лежит в заднем конце тела паразита, в небольшой бухточке. Экскреторный



72

72. *Phyllodistomum* (*Phyllodistomum*) *megalorchis* Nybelin, 1926
(по Пигулевскому, 1953)

Маритогония

пузырь длинный, трубковидный, кпереди доходит до желточников. Яичник, желточники и семенники расположены компактно, друг возле друга, позади ротовой присоски, между ветвями кишечника. Семенники крупные, лопастные, лежат наискось один позади другого. Передний семенник находится на одном уровне с яичником; задний семенник — позади яичника. Размер переднего семенника 0,38 × 0,42 мм; заднего, более крупного, чем передний,— 0,41 × 0,51 мм. Яичник лопастной, находится на одном уровне, сбоку от желточников. Размер яичника 0,28—0,32 мм. Желточники округлой формы, размером 0,15 × 0,16 мм, расположены тотчас же позади брюшной присоски.

У паразитов 2,67 мм длины и 1,41 мм ширины форма тела грушевидная. Часть тела червя кпереди от брюшной присоски узкая, позади брюшной присоски — широкая, овальной формы. Тело уплощено в дорзо-вентральном направлении. Кутикула гладкая. Ротовая присоска овальная, размером 0,33 × 0,37 мм. Брюшная присоска, расположенная в передней половине тела, крупнее ротовой, размером 0,45 × 0,50 мм. Пищевод трубковидный, изогнутый, 0,1 мм длины. Ветви кишечника трубковидные, слегка изогнутые, с небольшими вздутиями. До заднего конца тела червя кишечные стволы немного не доходят. Яичник, желточники и семенники расположены более или менее компактно, но не так близко друг от друга, как у более молодых паразитов. Семенники лежат наискось один позади другого. Размер переднего семенника 0,58 × 0,79 мм, заднего — 0,62 × × 0,81 мм. Оба семенника глубоколопастные. Яичник задним краем лежит почти на одном уровне с передним краем переднего семенника. Размер яичника 0,44 × 0,46 мм. Желточники овальные, расположены возле заднего края брюшной присоски. Оба семенника одинаковых размеров, 0,18 × 0,24 мм. Матка находится кзади от брюшной присоски; петли ее еще не так многочисленны, как у взрослых половозрелых червей.

Таким образом, в процессе маритогонии у данного вида форма тела, строение и расположение присосок и половых органов в общем не слишком сильно изменяется от молодых к половозрелым червям, как это имеет место у других филлодистом [*Ph.* (*Ph*) *folium*, *Ph.* (*Ph.*) *angulatum* и др.].

Литература: Nybelin, 1926, стр. 13—15; Гнедина и Савина, 1930, стр. 13—15; Маркевич, 1934, стр. 39—40; Lewis, 1935, стр. 103—117; Bhalerao, 1937, стр. 107—109; Петрушевский, Мосевич и Шупаков, 1948, стр. 80, 81, 86; Петрушевский и Бауер 1948, стр. 229.

Phyllodistomum (*Phyllodistomum*) *pearsei* Holl, 1929

(Рис. 73)

Хозяин: солнечная рыба (*Enneachantus gloriosus* из сем. *Serranidae*).
Локализация: мочевой пузырь.
Место обнаружения: США (Северная Каролина).

Историческая справка. Паразит этот был обнаружен Холлом (Holl, 1929) в Северной Каролине (США) у солнечной рыбы. Несколькими годами позже Холл (1932) произвел обследование рыб на зараженность этим паразитом в различные времена года. В результате этих исследований ему удалось выяснить периоды, когда рыбы наиболее интенсивно заражены и когда они совершенно освобождаются от этого паразита.

Исследования Холла показывают, что зараженность солнечной рыбы паразитами достигает 100% в зимние и частично весенние месяцы. Значительно ниже зараженность в летне-осенние месяцы, однако полного освобождения от паразитов даже и в эти месяцы не наступает.

Что же касается *Ph.* (*Ph.*) *pearsei*, то здесь отмечается два подъема в зараженности рыб: с ноября по март и высокая инвазированность в июле, тогда как в апреле, мае, июне, августе, сентябре и октябре процент зараженных рыб оказывается равным нулю. Повидимому, у *Ph.* (*Ph.*) *pearsei* имеет место своеобразная годичная цикличность в развитии паразита.

Описание вида (по Холлу, 1929). Форма тела паразита неправильно-овальная, вытянутая. Кпереди от брюшной присоски тело червя несколько сужено, конической формы, с ротовой присоской на вершине конуса. Кзади от брюшной присоски тело несколько расширено. Тело паразита уплощено в дорзо-вентральном направлении. Кутикула слегка исчерчена. Длина червя 1,75 мм.; наибольшая ширина в задней расширенной части тела на уровне семенников — 0,62 мм. Ротовая присоска округлой формы, 0,23 мм в диаметре. Брюшная присоска также округлой формы, меньше ротовой, 0,136 мм в диаметре. Пищевод трубковидный, 0,24 мм длины. Ветви кишечника простые, трубковидные, до заднего конца тела паразита немного не доходят. Диаметр просвета кишечной трубки вблизи задних, слепых концов 0,17 мм. Развилок кишечника находится посередине между ротовой и брюшной присосками. Желточники, яичник и семенники мелкие, расположены компактно между ветвями кишечника, тотчас же кзади от брюшной присоски, далеко от заднего конца тела червя. Семенники почти такой же величины, как и желточники, неправильно-овальной формы, слегка лопастные, расположены кзади от брюшной присоски, желточников и яичника, между ветвями кишечника, наискось один позади другого. Передний семенник лежит тотчас же кзади от правого желточника, против яичника, возле правой кишечной ветви; размер его 0,07 × 0,11 мм. Задний семенник находится возле левой кишечной ветви, кзади от яичника; размер этого семенника 0,08 × 0,11 мм. Половое отверстие расположено вблизи переднего края брюшной присоски, довольно далеко от развилка кишечника. Желточники грушевидной формы, слегка лопастные, находятся между ветвями кишечника, возле заднего края брюшной присоски, кпереди от яичника и переднего семенника. Размер желточников 0,085 мм. Яичник овальный, с небольшими лопастями, расположен между левым желточником и задним семенником. Размер яичника 0,16 × 0,12 мм. Матка расположена кзади от семенников, между ветвями и кнаружи от ветвей кишечника. Размера яиц Холл не приводит.

Литература: Holl, 1929, стр. 49; Holl, 1932, стр. 100—101; Lewis, 1935, стр. 103—117; Bhalerao, 1937, стр. 107—109.

Phyllodistomum (*Phyllodistomum*) *pseudaspii* Achmerow, 1941

(Рис. 74)

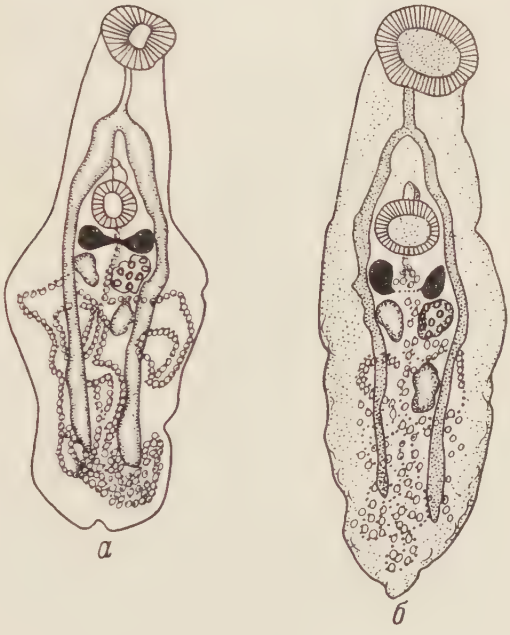
Хозяин: краснопер (*Pseudaspius leptocephalus* из сем. *Cyprinidae*).

Локализация: мочевой пузырь.

Место обнаружения: СССР (р. Амур).

Историческая справка. Вид этот был обнаружен Ахмеровым у трех красноперов р. Амур в количестве пяти экземпляров.

А. Х. Ахмеров предоставил мне для изучения препараты своих находок *Ph.* (*Ph.*) *pseudaspii*.



73

73. *Phyllodistomum* (*Phyllodistomum*) *pearsei* Holl, 1929
а — по Холлу, 1929; *б* — по Льюису, 1935

74

74. *Phyllodistomum* (*Phyllodistomum*) *pseudaspii* Achmerow, 1941
(по Нигулевскому, 1953)

Описание вида (по Ахмерову 1941). Форма тела паразита грушевидная. Кпереди от брюшной присоски тело червя узкое, вытянутое, конической формы. Кзади от брюшной присоски тело паразита сильно расширено, овальной формы. Длина задней части тела вдвое больше передней. Тело червя уплощено в дорзо-вентральном направлении. Кутикула гладкая. Длина паразита 4,73 мм; наибольшая ширина 1,73 мм. Ротовая присоска размером 0,36 × 0,39 мм. Брюшная присоска овальной формы, расположена в передней трети тела, размером 0,52 × 0,60 мм. Пищевод сравнительно толстый и короткий, слегка изогнутый. Ветви кишечника простые, трубковидные, местами с небольшими вздутиями, немного не доходят до заднего конца тела червя. Развилок кишечника находится вблизи ротовой присоски. Экскреторное отверстие расположено в заднем конце тела червя. Экскреторный пузырь длинный, трубковидный, кпереди доходит до яичника. Яичник, желточники и семенники у взрослых половозрелых паразитов находятся далеко друг от друга, между ветвями кишечника. Семенники неправильно-овальной формы, с небольшими лопастями, расположены возле ветвей кишечника, наискось один позади другого. Передний семенник лежит на одном уровне с яичником, позади желточника, на расстоянии 0,14 мм от последнего. Задний семенник крупнее переднего, находится на расстоянии 0,37 мм кзади от яичника и далеко кпереди от заднего конца тела паразита. Размер переднего семенника 0,15 × 0,30 мм, заднего — 0,16 × 0,59 мм. От семенников отходят правый и левый vasa efferentia, сливающиеся на уровне брюшной присоски в непарный vas deferens, конечный отдел которого формирует крупный овальный семенной пузырек. Последний расположен почти посередине между развилком кишечника и передним краем брюшной присоски. Половое отверстие открывается довольно далеко кзади от развилка кишечника. Яичник лопастной, расположен на расстоянии 0,3 мм кзади от желточника. По величине яичник уступает заднему семеннику, но немного крупнее переднего семенника. Размер яичника 0,18 × 0,30 мм. Желточники парные, неправильно-овальной формы, с небольшими лопастями, расположены вблизи заднего края брюшной присоски. Размер правого желточника 0,08 × 0,18 мм, левого — 0,12×0,18 мм. Матка находится кзади от брюшной присоски; ее петли сильно развиты и тесно перевиты друг с другом, заполняя все пространство между ветвями и кнаружи от ветвей кишечника. Яйца овальные, размером 0,025 × 0,039 мм, заключают сформированного мирацидия.

Молодые формы *Ph.* (*Ph.*) *pseudaspii*. Наиболее молодой формой паразита данного вида, найденной мной среди сборов Ахмерова, оказался червь 2,67 мм длины и 1,41 мм ширины. Форма тела паразита грушевидная. Передняя, суженная часть тела червя конической формы, короткая; задняя, расширенная — неправильно-овальной формы. Границей между передней и задней частями тела служит брюшная присоска. Тело паразита уплощено в дорзо-вентральном направлении. Кутикула гладкая. Ротовая присоска овальной формы, размером 0,33 × 0,36 мм. Брюшная присоска, расположенная в передней трети тела червя, также овальной формы, крупнее ротовой, размером 0,46 × 0,57 мм. Пищевод трубковидный, короткий, 0,05 мм длины. Ветви кишечника сильно извитые, вблизи задних концов, с небольшими вздутиями. До заднего конца тела червя кишечные стволы немного не доходят. Яичник, желточники и семенники расположены компактно позади брюшной присоски, далеко от заднего конца тела червя. Семенники крупные, фестончато-лопастные, расположены наискось один позади другого. Передний

семенник находится на одном уровне с яичником, тотчас же позади желточника. Задний семенник расположен вплотную позади яичника, далеко от заднего конца тела червя. Размер переднего семенника 0,38 × 0,52 мм, заднего, более крупного — 0,46 × 0,56 мм. Яичник крупный, лопастной, зажат между желточником и задним семенником. Размер яичника 0,37 × 0,48 мм. Желточники парные, неправильно-овальной формы, сильно вытянутые в поперечном к длинной оси тела червя направлении. Они находятся между задним краем брюшной присоски, яичником и передним семенником. Оба желточника более или менее одинаковых размеров— 0,06 × 0,19 мм. Петли матки развиты слабо.

У паразита 2,88 мм длины и 1,44 мм ширины задняя часть тела более длинная по сравнению с передней, чем у предыдущего паразита. Ротовая присоска размером 0,35 × 0,37 мм; брюшная — 0,47 × 0,59 мм. Пищевод 0,09 мм длины. Ветви кишечника слегка извитые, до заднего конца тела червя немного не доходят. Яичник, желточники и семенники лежат разреженно. Семенники расположены наискось один позади другого. Передний семенник находится на одном уровне с яичником, тотчас же позади желточника. Задний семенник расположен на некотором расстоянии кзади от яичника. Размер переднего семенника 0,32 × 0,44 мм, заднего — 0,34 × 0,82 мм. Яичник лопастной, расположен на некотором расстоянии кзади от желточника и кпереди от заднего семенника. Размер яичника 0,28 × 0,32 мм. Желточники неправильно-овальной формы, со слабо выраженной лопастностью, размером 0,12 × 0,17 мм. Матка находится позади брюшной присоски; ее петли хорошо развиты. Яйца овальные, размером 0,023 × 0,033 мм; зрелые яйца размером 0,025—0,039 мм.

У паразитов длиной 3,73 мм и шириной 1,94 мм задняя часть тела овальная, передняя — конусовидная, вытянутая. Ротовая присоска овальная, размером 0,36 × 0,39 мм. Брюшная — также овальная, размером 0,52 × 0,60 мм. Яичник, желточники и семенники расположены позади брюшной присоски, сравнительно далеко друг от друга. Семенники крупные, лопастные. Размер переднего семенника 0,43 × 0,51 мм, заднего — 0,48 × 0,59 мм. Яичник лопастной, размером 0,26 × 0,30 мм. Желточники слаболопастные; размер правого желточника 0,08 × 0,18 мм, левого — 0,12 × 0,18 мм. Яйца, с заключенными в них мирацидиями, размером 0,025 × 0,039 мм.

При сравнении паразитов различных возрастов обращает на себя внимание постепенное уменьшение с возрастом червей размеров яичника и семенников. Это уменьшение происходит главным образом за счет ширины, вследствие чего яичник и семенники в конце концов принимают у половозрелых червей, (до 4 мм длины) неправильно-овальную, вытянутую форму.

Литература: Ахмеров, 1941.

Phyllodistomum (*Phyllodistomum*) *pseudofolium* Nybelin, 1926

Синонимы: *Distomum folium* Looss, 1894, nec *Distomum folium* Olfers, 1816; *Spathidium folium* (Olfers, 1816) Looss, 1899; *Phyllodistomum folium* (Olfers, 1816) Looss 1901; *Phyllodistomum conostomum* Odhner, 1911, pro parte; nec *Phyllodistomum pseudofolium* Gnedina et Sawina, 1930

(Рис. 75 и 76)

Хозяева: ерш (*Acerina cernua*), бирючок (*Acerina acerina*), окунь (*Perca fluviatilis*) и судак (*Lucioperca lucioperca* сем. *Percidae*).

Локализация: мочеточники, почки.

Места обнаружения: Германия, Швеция; СССР (р. Нева, Ладожское озеро, Онежское озеро, оз. Юксово — Ленинградская область, реки Днепр, Обь, Иртыш, Енисей).

Историческая справка. Этот вид был установлен Нибелином (1926) на основании изучения паразитов, найденных в мочеточниках ершей близ Упсалы (Швеция). Сравнив свои данные с описанием паразитов в работах Лоосса (1894, 1899, 1901, 1902), Люэ (1909) и Однера (1911), Нибелин пришел к выводу, что *Distomum folium*, *Spathidium folium* и *Phyllodistomum folium* в работах Лоосса, *Phyllodistomum folium* в работе Люэ и *Phyllodistomum conostomum* в работах Однера должны быть отнесены к синонимам *Phyllodistomum pseudofolium*.

Точку зрения Нибелина разделили многие гельминтологи, за исключением Льюиса (1935), который не признал *Ph. pseudofolium* и свел его к синониму *Ph. folium*. При описании *Ph.* (*Ph.*) *folium* в настоящей работе доводы Льюиса по этому вопросу были отклонены. Кроме того, мои исследования по маритогонии *Ph.* (*Ph.*) *folium* и *Ph.* (*Ph.*) *pseudofolium* показали, что морфологически молодые формы обоих вышеназванных видов полностью отличаются друг от друга.

Phyllodistomum (*Phyllodistomum*) *pseudofolium* Nybelin, 1926 является паразитом окуневых рыб, главным образом ершей и болсе редко окуней и судаков. В ряде случаев мне пришлось изучать филлодистом у щук как по собственным сборам, так и по препаратам, переданным мне разными лицами. После промеров и сравнений с другими видами филлодистом оказалось, что по величине и форме тела, по соотношению размеров ротовой и брюшной присосок, характеру строения и расположения семенников, а также желточников, эти паразиты подходят к *Ph.* (*Ph.*) *folium*, а не к *Ph.* (*Ph.*) *pseudofolium*.

Помимо Швеции и Германии, где *Ph.* (*Ph.*) *pseudofolium* был обнаружен Лооссом (1894), Однером (1910) и Нибелином (1926), этот вид был найден также и в СССР. Случаи обнаружения этого паразита были описаны Маркевичем (1937) у судаков оз. Юксово в Ленинградской области, Петрушевским (1940) у ершей в Онежском озере, Бауером (1948) у ершей р. Енисея, в сел. Ярцево и Дудинке, Маркевичем (1949) у ершей, бирючков и окуней р. Днепра близ сел. Канева. Указания на обнаружение *Ph.* (*Ph.*) *pseudofolium* имеются также в работах Петрушевского и Бауера (1948), цитирующих работу Петрушевского, Мосевич и Щупакова (1948), которые обнаружили этого паразита у ершей р. Оби и Иртыша. Наконец, Быховская (1949) сообщает о нахождении *Ph.* (*Ph*) *pseudofolium* у окуней. Среди препаратов, присланных мне В. П. Коваль, также оказались *Ph.* (*Ph.*) *pseudofolium* из мочеточников окуня р. Днепра близ Киева. Наконец, мной этот паразит был обнаружен у ершей р. Невы, Ладожского и Онежского озер.

Частота нахождения *Ph.* (*Ph.*) *pseudofolium* Nybelin, 1926 у ершей — от 6 до 44%, а интенсивность инвазии составляет 1—45 паразитов у одного хозяина; у окуней зараженность в среднем составляет 1—10% при интенсивности инвазии 1—3 паразита у одного хозяина; зараженность судаков равна 1—3,3% при очень низкой интенсивности инвазии у одного хозяина.

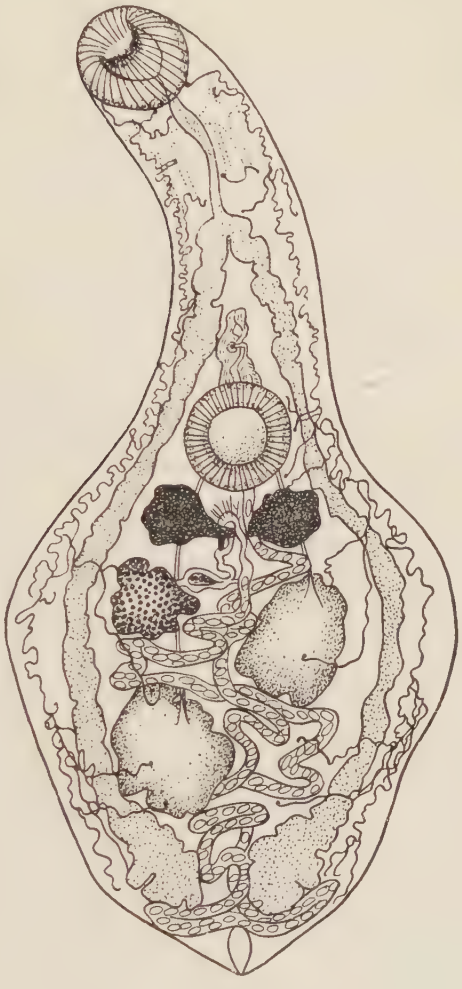
Паразит этот встречается только в Европе и Азии, но находки его далеко не часты. Патогенное значение *Ph.* (*Ph.*) *pseudofolium* для рыб неизвестно. При изучении этого вида мной были проделаны сравнительно анатомические исследования *Ph.* (*Ph.*) *pseudofolium* с другими, близкими

к нему видами и изучена маритогония, вследствие чего при описании вида пришлось внести ряд дополнений по сравнению с описаниями его другими авторами.

Описание вида. Форма тела паразита грушевидная. Кпереди от брюшной присоски тело сужено и вытянуто наподобие конуса, на вершине которого находится ротовая присоска. Кзади от брюшной присоски тело червя расширено, яйцевидной формы. Тело паразита уплощено в дорзо-вентральном направлении. Кутикула гладкая. Длина червя 1,5—2,0 мм, наибольшая ширина 0,7—1,2 мм. Ротовая присоска округлой или овальной формы, размером 0,14—0,26 × 0,28—0,30 мм. Брюшная присоска также круглой или овальной формы, размером не более или немногим более ротовой, 0,15—0,28 × 0,28—0,32 мм. Соотношение размеров ротовой и брюшной присосок, как 1 : 1; 1 : 1,2. Пищевод более или менее длинный, трубковидный, 0,12—0,18 мм длины. Ветви кишечника простые, трубковидные, немного не доходят до заднего конца тела паразита. Они не одинаковой толщины на всем протяжении: в некоторых участках у них имеются вздутия, складки и изгибы. Развилок кишечника расположен более или менее посередине между ротовой и брюшной присосками. Экскреторное отверстие находится в заднем конце тела червя. Экскреторный пузырь длинный, трубковидный, слегка извитой, простирается кпереди до яичника. На уровне яичника и переднего семенника в экскреторный пузырь впадают выносящие экскреторные сосуды. Эти сосуды на уровне брюшной присоски разделяются на две ветви — переднюю, которая начинается вблизи ротовой присоски, и заднюю, начинающуюся вблизи заднего конца тела червя. В свою очередь, в них впадают экскреторные капилляры, которые берут начало от воронкообразных терминальных пламеневидных клеток.

Эти клетки расположены тремя группами, по три в каждой. Передние группы, правая и левая, расположены вблизи ротовой присоски, средние группы — приблизительно на уровне яичника и задние группы — ближе к заднему концу тела червя. Яичник, желточники и семенники расположены позади брюшной присоски, между ветвями кишечника, довольно далеко друг от друга. Семенники лопастные, лежат наискось, один позади другого. Передний семенник расположен несколько кзади от желточника, на уровне яичника. Задний семенник лежит сравнительно далеко кзади от яичника. Размер переднего семенника 0,14 × 0,24 мм, заднего — 0,18 × 0,25 мм. От семенников отходят по одному vas efferens, которые на уровне брюшной присоски сливаются в непарный vas deferens, формирующий кпереди от брюшной присоски сравнительно крупный овальный семенной пузырек. Половое отверстие находится ближе к развилку кишечника, чем к брюшной присоске. Яичник лопастной, расположен посередине между желточником и задним семенником. Размер яичника 0,14 × 0,22 мм. Желточники крупные, парные, неправильной формы, с небольшими лопастями, расположены вблизи заднего края брюшной присоски. Оба желточника более или менее одинакового размера, 0,12 × 0,14 мм. Матка находится кзади от брюшной присоски; ее тонкие многочисленные петли расположены как между ветвями, так и кнаружи от кишечных ветвей. Яйца овальные, размером 0,018 × 0,035 мм; зрелые яйца, по данным Лоосса (1894), достигают 0,031 × 0,053 мм.

Маритогония. Партеногония данного вида не изучена. По всей вероятности, промежуточными хозяевами для этого паразита являются моллюски из семейства *Sphaeriidae*. Маритогония происходит следующим образом. Паразит, освободившийся из цисты в пищеварительном тракте



75

75. ***Phyllodistomum*** (***Phyllodistomum***) ***pseudofolium*** Nybelin, 1926
(по Лооссу, 1894)

дефинитивного хозяина, достигает почек и мочеточников, где происходит его дальнейшее развитие от молодой формы до половозрелой мариты.

Молодые формы паразитов имеют грушевидную форму. Кпереди от брюшной присоски тело паразита умеренно расширено, яйцевидной формы. Тело червя уплощено в дорзо-вентральном направлении. Кутикула гладкая. Длина паразита 0,56 мм; наибольшая ширина 0,22 мм. Длина передней части тела 0,27—0,31 мм, задней — 0,25—0,27 мм. Брюшная присоска круглая, по величине равна ротовой, 0,12 мм в диаметре, расположена в задней половине тела червя. Пищевод трубковидный, короткий, 0,04 мм длины. Ветви кишечника простые, трубковидные, сравнительно толстые, доходят до заднего конца тела паразита. Семенники, яичник и желточники круглые, расположены компактно позади брюшной присоски, далеко от заднего конца тела червя. Семенники лежат слегка наискось, один против другого. Передний семенник 0,03 мм в диаметре, задний — 0,04 мм. Яичник круглый, тесно соединен с желточниками, 0,03 мм в диаметре. Желточники круглые, расположены возле заднего края брюшной присоски, 0,04 мм в диаметре.

У паразитов длиной 0,87 мм и шириной 0,38 мм ротовая и брюшная присоски почти одинаковых размеров. Размер ротовой присоски 0,14 × × 0,16 мм, брюшной — 0,15 мм. Брюшная присоска расположена посередине между передним и задним концами тела червя. Пищевод 0,15 мм длины. Ветви кишечника простые, трубковидные, немного не доходят до заднего конца паразита. Яичник, желточники и семенники лежат более или менее разреженно позади брюшной присоски. Размер переднего семенника 0,10 × 0,14 мм, заднего — 0,12 × 0,16 мм. Размер яичника 0,03 × 0,08 мм. Желточники 0,08 мм в диаметре. Яичник, желточники и семенники неправильно-овальной формы, с небольшими лопастями.

У паразитов 0,98 мм длины и 0,47 мм ширины ротовая присоска 0,16 мм в диаметре, брюшная — 0,17 мм в диаметре. Яичник, желточники и семенники лежат разреженно. Размеры яичника 0,06 × 0,10 мм, желточников— 0,08 × 0,10 мм, семенников — 0,08 × 0,10 мм. Матка слабо развита, количество яиц сравнительно небольшое.

У паразитов 1,34 мм длины и 0,72 мм ширины форма тела типичная грушевидная. Размер ротовой присоски 0,16 × 0,18 мм, брюшной — 0,17 мм в диаметре. Размер семенников: переднего 0,16 × 0,18 мм, заднего 0,18 × 0,21 мм. Размер яичника 0,14 мм в диаметре. Желточники — 0,10 мм в диаметре. Семенники и яичник лопастные, желточники слаболопастные. Матка расположена между ветвями кишечника.

В процессе маритогонии у данного вида на ранних этапах развития брюшная присоска равна или меньше ротовой; у взрослой половозрелой мариты брюшная присоска равна или больше ротовой. Яичник, желточники и семенники у молодых форм лежат компактно, у паразитов старших возрастов они постепенно расходятся и у половозрелой мариты находятся сравнительно далеко друг от друга. Что же касается конфигурации тела червя, то и у молодых и у половозрелых паразитов она неизменно грушевидной формы.

Литература: Looss, 1894, стр. 18—24; Looss, 1899, стр. 605; Looss, 1901, стр. 202—207; Looss, 1902, стр. 843—863; Lühe, 1909, стр. 100; Odhner, 1911, стр. 3—4; Nybelin, 1926, стр. 12—13; Гнедина и Савина, 1930, стр. 3—5; Lewis, 1935, стр. 103—117; Bhalerao, 1937, стр. 109; Маркевич, 1937, стр. 363—379; Петрушевский, 1940 стр. 143; Бауер, 1948, стр. 116; Петрушевский и Бауер, 1948, стр. 229; Петрушевский, Мосевич и Шупаков, 1948, стр. 79; Быховская, 1949, стр. 318; Маркевич, 1949, стр. 78.

Phyllodistomum (*Phyllodistomum*) *simile* Nybelin, 1926

Синонимы: (?) *Distomum folium* Zschokke 1884, pro parte, nec *Distomum folium* Olfers, 1816; *Phyllodistomum folium* Lühe 1909, pro parte.

(Рис. 77)

Хозяева: хариус (*Thymallus thymallus* из сем. *Thymallidae*), бычок-подкаменщик (*Cottus gobio*), бычок Кнера (*Cottus kneri* из сем. *Cottidae*), бычок-головач (*Neogobius kessleri*) из сем. *Gobiidae*).

Локализация: мочевой пузырь.

Места обнаружения: Швеция (Упсала); Германия (северная часть); СССР (озера Карело-Финской ССР, Онежское озеро, Каспийское море, р. Енисей, Б. Имбатсково, Телецкое озеро).

Историческая справка. В мочевом пузыре хариуса и бычка-подкаменщика в окрестностях Упсалы (Швеция) Нибелин (1926) обнаружил новый вид паразита, которому присвоил наименование *Phyllodistomum simile*. Просмотрев затем паразитов, описанных Люэ (1909) и Однером (1911) под именем *Phyllodistomum folium*, Нибелин пришел к выводу, что и эти паразиты также должны быть отнесены к его новому виду. Поэтому Нибелин свел виды Люэ и Однера к синонимам *Phyllodistomum simile*. Некоторое сомнение в идентичности *Phyllodistomum simile* и *Distomum folium* в понимании Чокке (Zschokke, 1884), внесшего ряд ошибок в описание паразита, заставило Нибелина, при сведении чокковского вида к синониму *Ph. simile*, поставить здесь знак вопроса. Чокке нашел паразита в мочевом пузыре бычка *Cottus gobio* вблизи Женевы. Паразит имел грушевидную форму с сильно расширенной задней частью тела наподобие диска. Длина червя 1—2 мм, наибольшая ширина 0,8—1,0 мм. Ротовая присоска круглая. Брюшная присоска больше ротовой, также круглая, 0,2—0,3 мм в диаметре. Ротовое отверстие, по мнению Чокке, ведет в фаринкс; правый и левый кишечные стволы на уровне семенников разделяются каждый на две ветви. Экскреторный пузырь очень короткий; почти возле самого заднего конца паразита в экскреторный пузырь впадают выносящие экскреторные сосуды.

Семенники крупные, лопастные, лежат на одном уровне позади желточников, один из которых Чокке принимает за яичник. Желточники, по мнению Чокке, гроздевидные, находятся по бокам тела паразита от брюшной присоски до экскреторного пузыря. Совершенно очевидно, что никакого фаринкса у чокковского вида нет; кишечные стволы не ветвятся, а ветви, которые изображает этот автор, повидимому, должны быть отнесены к vasa efferentia. То, что Чокке изображает на рисунке экскреторным пузырем и экскреторными сосудами, является, по всей видимости, артефактом — трещиной, образовавшейся при раздавливании паразита. Яичник, вероятно, замаскирован одним из семенников, а то, что Чокке принимает за яичник, на самом деле является желточниками. Образования же, описанные им как желточники — по всей видимости, ткань паренхимы червя. Общая конфигурация червя, описанного Чокке, и вероятное строение его после сделанных нами исправлений несколько напоминает *Ph. simile* Nybelin, 1926; но ввиду того что описание вида у Чокке путаное, а препарат паразита оказался недоступен для переисследования, его видовая принадлежность остается под сомнением. Поэтому к синонимике Нибелина против *Dist. folium* Zschokke 1884 (pro parte?) я, в свою очередь, принужден был поставить знак вопроса. *Phyllodistomum* (*Phyllodistomum*) *simile* Nybelin, 1926 преимущественно распространен

76

76. *Phyllodistomum* (*Phyllodistomum*) *pseudofolium* Nybelin, 1926
(по Пигулевскому, 1953)

в северной Европе и северной Азии, очень редко встречается в более южных районах и вовсе не встречается в других странах света — Северной и Южной Америке, Африке и Австралии. Петрушевский и Быховская (1935) обнаружили его в Кончозеро (Карелия). В. А. Догель (1938) также считает этот вид северным; но в одном случае Догель и Быховский (1939) обнаружили его у бычка-головача в Каспийском море. «Этот северный вид,— пишут авторы,— был один раз в числе одного экземпляра обнаружен в мочевом пузыре *Gobius kessleri* на Туркменском промысле в 1931 г.». Бауер (1948) обнаружил *Ph.* (*Ph.*) *simile* у 39 бычков р. Енисея и одного байкальского бычка Кнера, пойманного в районе Б. Имбатского. «Интенсивность,— сообщает Бауер,— во всех случаях была невелика, не свыше 3 сосальщиков на рыбу». Петрушевский и Бауер (1948) указывают еще на обнаружение этого вида у рыб Телецкого озера в Сибири, лежащего на 52° северной широты, причем обнаружение в этом озере северных форм паразитов авторы объясняют своеобразным режимом его с «большими глубинами и низкими температурами воды, которые создают благоприятные условия для промежуточных хозяев паразитов северной зоны и для свободноживущих стадий самих паразитов» (Петрушевский и Бауер, 1948). Наконец мной этот вид обнаружен у бычка-подкаменщика в Онежском озере. *Ph.* (*Ph.*) *simile* принадлежит к числу редких видов. Патогенное действие на хозяина не изучено. В связи с большим количеством изученных мной паразитов данного вида, в описание паразита, приведенное Нибелином, введены многие дополнения.

О п и с а н и е в и д а. Форма тела паразита грушевидная. Кпереди от брюшной присоски тело червя сужено и вытянуто наподобие конуса, на вершине которого находится ротовая присоска. Кзади от брюшной присоски тело паразита сильно расширено, овально-дисковидной формы. Тело паразита уплощено в дорзо-вентральном направлении. Кутикула гладкая.

Длина червя 1,5—2,5 мм; наибольшая ширина в задней, расширенной части тела — 0,5—1,3 мм. Ротовая присоска круглая, 0,12—0,26 мм в диаметре. Брюшная присоска овальной формы, крупнее ротовой, размером 0,18—0,34 × 0,22—0,40 мм. Пищевод трубковидный, тонкий, 0,04—0,12 мм длины. Ветви кишечника простые, трубковидные, немного не доходят до заднего конца тела червя. Развилок кишечника расположен несколько ближе к ротовой, чем к брюшной присоске. Экскреторное отверстие находится в заднем конце тела червя. Экскреторный пузырь длинный, трубковидный, доходит до яичника, где в него впадают выносящие экскреторные протоки по одному справа и слева. Яичник, желточники и семенники расположены позади брюшной присоски, между ветвями кишечника. Семенники лежат наискось один позади другого. Передний семенник находится на одном уровне с яичником. Задний расположен на некотором расстоянии позади яичника и довольно далеко кпереди от заднего конца тела червя. Оба семенника глубоколопастные. Размер переднего семенника 0,12—0,36 × 0,16—0,36 мм, заднего 0,18—0,40 × 0,20—0,40 мм. По Нибелину, оба семенника одинаковых размеров, 0,18—0,41 мм в диаметре наибольшего сечения. Яичник лопастной, находится между желточником и задним семенником. Размер яичника 0,14—0,22 × 0,16—0,26 мм. Желточники цельнокрайные, овальные, расположены позади брюшной присоски и впереди яичника и переднего семенника. Длинной осью желточники лежат под небольшим углом к длинной оси тела червя. Оба желточника одинаковых размеров, 0,06—0,08 × 0,12—0,14 мм. Матка находится в задней части тела червя;

се многочисленные и тонкие петли расположены между ветвями и кнаружи от ветвей кишечника. Яйца овальные, размером 0,022—0,029 × 0,033—0,039 мм. Нибелин приводит несколько меньшие размеры яиц: 0,022—0,026 × 0,033—0,037 мм.

Маритогония. Партеногония данного вида не изучена. Промежуточными хозяевами, повидимому, являются моллюски из семейства *Sphaeriidae*. Маритогония дает дополнительные данные к различию *Ph.* (*Ph.*) *simile* от других, близких к нему видов. По моим наблюдениям, у молодых паразитов, недавно вышедших из цисты, форма тела овально-яйцевидная, с несколько суженным передним концом. Тело уплощено в дорзо-вентральном направлении. Кутикула гладкая. Длина червя 0,64 мм; наибольшая ширина 0,28 мм. Длина передней части тела (до середины брюшной присоски) 0,24 мм, задней — 0,40 мм. Таким образом, задняя часть тела значительно длиннее передней. Ротовая присоска круглая, 0,1 мм в диаметре. Брюшная присоска, расположенная в передней половине тела червя, овальной формы, в полтора раза крупнее ротовой, размером 0,14 × 0,16 мм. Пищевод короткий, трубковидный, 0,02 мм длины. Ветви кишечника толстые, с небольшими складками, доходят до самого заднего конца тела паразита. Развилок кишечника — на заднем крае ротовой присоски. Экскреторное отверстие находится в заднем конце тела червя, в небольшой бухточке. Экскреторный пузырь длинный, трубковидный, с тонкими стенками и довольно широким просветом, простирается до яичника. Желточники, яичник и семенники расположены компактно у заднего края брюшной присоски, между ветвями кишечника, довольно далеко от заднего конца тела паразита. Семенники круглые, расположены по диагонали, один против другого. Передний семенник лежит против яичника, позади правого желточника. Задний семенник находится кзади от яичника, далеко кпереди от заднего конца тела червя. Размер переднего семенника 0,04 мм в диаметре, заднего — 0,06 мм. Яичник овальный, тесно прилегает к желточникам, 0,02 × 0,04 мм в диаметре. Желточники овальные, расположены возле заднего края брюшной присоски. Оба желточника одинаковой величины, 0,02 × 0,04 мм. Матка еще не развита. Молодые паразиты *Ph.* (*Ph.*) *simile* по форме тела, расположению брюшной присоски и половых органов отличаются от молодых форм *Ph.* (*Ph.*) *folium* и других близких к ним видов подрода *Phyllodistomum*.

Дальнейшие изменения в процессе маритогонии происходят за счет увеличения задней части тела червя. Последняя сильно расширяется, принимая дисковидную форму. Яичник, желточники и семенники раздвигаются и лежат не компактно, как у молодых форм, а более разреженно. Семенники и яичник становятся у более взрослых паразитов лопастными; точно так же сильно развивается и матка.

У паразитов 1,30 мм длины и 0,6 мм ширины ротовая присоска круглая, 0,12 мм в диаметре; брюшная присоска также круглая, почти вдвое крупнее ротовой, 0,22 мм в диаметре. Пищевод короткий, 0,04 мм длины. Ветви кишечника простые, трубковидные, немного не доходят до заднего конца тела паразита. Экскреторный пузырь в виде тонкой, длинной трубки, со щелевидным просветом. Семенники расположены наискось один позади другого, позади брюшной присоски, между ветвями кишечника. Передний семенник лежит против яичника, задний — позади яичника. Оба семенника неправильной формы, с небольшими лопастями. Размер переднего семенника 0,12 × 0,16 мм; заднего — 0,18 × 0,20 мм. Яичник также неправильной формы, с небольшими лопастями, размером

77

77. *Phyllodistomum* (*Phyllodistomum*) *simile* Nybelin, 1926
(по Пигулевскому, 1953)

Маритогония

0,12 × ,0,14 мм. Желточники овальные, 0,04 × 0,08 мм. Петли матки развиты слабо.

У паразитов 1,42 мм длины и 1,08 мм ширины форма тела червя типичная грушевидная. Ротовая присоска круглая, 0,22 мм в диаметре; брюшная присоска овальная, крупнее ротовой, размером 0,28 × 0,32 мм. Пищевод трубковидный, короткий, 0,08 мм длины. Ветви кишечника простые, трубковидные, немного не доходят до заднего конца тела. Семенники глубоколопастные. Передний семенник размером 0,22 × 0,30 мм, размер заднего семенника 0,26 × 0,36 мм. Яичник также глубоколопастной, размером 0,22 × 0,24 мм. Желточники овальные, 0,08 × 0,14 мм. Матка с большим числом петель.

Литература: Zschokke, 1884, стр. 202—204; Lühe, 1909, стр. 100; Odhner, 1911, стр. 2—6; Nybelin, 1926, стр. 9—10; Lewis, 1935, стр. 103—117; Петрушевский и Быховская, 1935, стр. 26—27; Bhalerao, 1937, стр. 107—109; Догель и Быховская, 1939, стр. 53; Бауер, 1948, стр. 116; Петрушевский и Бауер, 1948, стр. 229.

Phyllodistomum (*Phyllodistomum*) *superbum* Stafford, 1904

Синоним: *Phyllodistomum folium* (Olfers, 1811) в понимании Lewis 1935, pro parte

(Рис. 78 и 79)

Хозяин: окунь (*Perca flavescens* из сем. *Percidae*).

Локализация: мочевой пузырь.

Место обнаружения: США (озера Висконсина).

Описание вида (по Стэффорду, 1904). Форма тела паразита грушевидная. Кпереди от брюшной присоски тело червя сужено и вытянуто наподобие конуса, на вершине которого находится ротовая присоска. Кзади от брюшной присоски тело червя расширено, снова несколько суживаясь по направлению к заднему концу. Тело паразита уплощено в дорзо-вентральном направлении. Кутикула с небольшими складками в задней расширенной части тела червя. Длина паразита 2,57 мм; наибольшая ширина в задней расширенной части тела паразита — 1,5 мм. Ротовая присоска круглая, 0,24 мм в диаметре. Брюшная присоска также круглая, лишь немногим больше по величине ротовой, 0,29 мм в диаметре. Пищевод трубковидный, более или менее длинный, сравнительно тонкий, 0,35 мм длины. Ветви кишечника простые, трубковидные, довольно далеко не доходят до заднего конца тела паразита. Развилок кишечника находится посередине между передним краем брюшной присоски и развилком кишечника. Экскреторное отверстие расположено терминально в заднем конце тела червя. Экскреторный пузырь длинный, трубковидный. Желточники, яичник и семенники лежат разреженно, кзади от брюшной присоски, между ветвями кишечника. Семенники крупные фестончато-лопастные, лежат кзади от желточников и яичника, наискось один позади другого. Передний семенник расположен возле левой кишечной ветви, позади левого желточника, несколько наискось против яичника; наибольшая длина его 0,38 мм. Задний семенник лежит возле слепого конца правой кишечной ветви, кзади от яичника, по размерам крупнее переднего семенника; наибольшая длина заднего семенника 0,52 мм. Половое отверстие находится посередине между передним краем брюшной присоски и развилком кишечника. Желточники лопастные, мелкие, расположены вблизи заднего края брюшной присоски, кпереди от яичника и переднего семенника. Яичник лопастной, находится возле правой кишечной ветви, между задним семенником и правым желточником, ближе к последнему. Размер

яичника 0,22 мм в диаметре. Матка расположена кзади от брюшной присоски; ее петли лежат как между кишечными ветвями, так и кнаружи от них. Яйца овальные, размером 0,022 × 0,033 мм.

Литература: Stafford, 1904, стр. 481—495; Travassos, 1923, стр. 224; Pearse, 1924, стр. 152—153; Lewis, 1935, стр. 103—117; Bhalerao, 1937, стр. 107—109.

Phyllodistomum (*Phyllodistomum*) *unicum* Odhner, 1902

(Рис. 80)

Хозяин: морская рыба (*Serranus* sp. из сем. *Serranidae*).

Локализация: мочевой пузырь.

Место обнаружения: Африка (Красное море, возле Синайского полуострова).

Описание вида (по Однеру, 1902). Форма тела паразита удлиненно-овальная. Кпереди от брюшной присоски тело червя несколько сужено и вытянуто, кзади — расширено. Тело паразита уплощено в дорзовентральном направлении. Кутикула гладкая. Длина червя 5,3 мм; наибольшая ширина в задней расширенной части тела 2,5 мм. Ротовая присоска круглая, 0,43 мм в диаметре. Брюшная присоска также круглая, такого же размера, как и ротовая. Пищевод трубковидный, короткий, извитой. Ветви кишечника трубковидные, простые, немного не доходят до заднего конца тела червя. Развилок кишечника находится вблизи ротовой присоски. Желточники, яичник и семенники лежат более или менее разреженно, кзади от брюшной присоски, довольно далеко от заднего конца тела паразита. Семенники сравнительно мелкие, лопастные, расположены позади брюшной присоски, желточников и яичника, между ветвями кишечника, наискось один позади другого. Передний семенник расположен кзади от желточника и наискось против яичника. Задний семенник лежит довольно далеко кзади от яичника. Желточники овальной формы, находятся возле заднего края брюшной присоски, между ветвями кишечника, кпереди от яичника и переднего семенника. Длинной осью своего тела желточники лежат перпендикулярно к длинной оси тела червя. Яичник неправильно-овальной формы, помещается между желточником и задним семенником. Матка расположена кзади от брюшной присоски, между ветвями кишечника. Яйца овальные, 0,048 мм длины.

Литература: Odhner, 1902, стр. 66—67; Odhner, 1911, стр. 3—5; Looss, 1902, стр. 843—863; Travassos, 1923, стр. 224; Nybelin, 1926, стр. 3—29; Lewis, 1935, стр. 103—117; Bhalerao, 1937, стр. 107—109.

Phyllodistomum (*Phyllodistomum*) *wiskowskyi* Pigulevsky, 1953

Синоним: *Phyllodistomum* sp. Wu, 1937

(Рис. 81)

Хозяин: бычок (*Odontobutis obscura* из сем. *Gobiidae*).

Локализация: мочевой пузырь.

Место обнаружения: Китай (Шанхай).

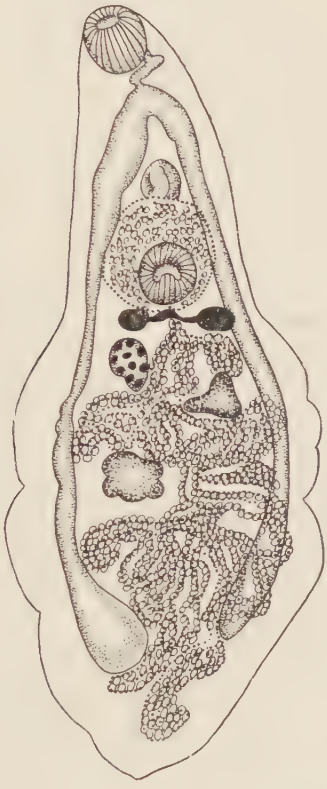
Историческая справка. В окрестностях Шанхая Ву (1937) обнаружил в мочевом пузыре бычка (*Odontobutis obscura*) паразита, описание и рисунок которого поместил на страницах одного из кантонских журналов (Lingnan sci Journ.), но не определил червя до вида. При сравнении характеристики этого паразита с другими видами, описан-

78

79

78. *Phyllodistomum* (*Phyllodistomum*) *superbum* Stafford, 1904
(по Стэффорду, 1904)

79. *Phyllodistomum* (*Phyllodistomum*) *superbum* Stafford, 1904
(по Льюису, 1935)



80

80. ***Phyllodistomum*** (***Phyllodistomum***) ***unicum*** Odhner, 1902
(по Однеру, 1902)

ными By (см. описание *Phyllodistomum* (*Phyllodistomum*) *lesteri* Wu, 1938), все они оказались принадлежащими к роду *Phyllodistomum*, но разными видами. Данный вид, описанный By под именем *Phyllodistomum* sp., отличался также и от другого близкого к нему вида *Ph.* (*Ph.*) *simile* Nybelin, 1926. У этого последнего вида задний семенник расположен далеко кпереди от заднего конца тела паразита, тогда как у паразита, описанного By, задний семенник расположен вблизи заднего конца тела червя. Ни к одному из остальных видов рода *Phyllodistomum* описанный By паразит под именем *Phyllodistomum* sp. не подходил. Поэтому, на основании сравнения описаний и рисунков *Phyllodistomum* sp. Wu, 1937 с таковыми же всех остальных видов рода *Phyllodistomum*, мне пришлось выделить его в новый вид. Учитывая строение желточников этого нового вида, имеющих цельнокрайную, овальную форму, пришлось поместить его в подрод *Phyllodistomum*. Новому виду я присвоил имя в честь эпидемиолога С. В. Висковского.

Описание вида (по By, 1937). Форма тела паразита грушевидная. Кпереди от брюшной присоски тело червя сужено в виде конуса, с ротовой присоской на вершине этого конуса. Кзади от брюшной присоски тело червя расширено в виде не совсем правильного диска. Тело паразита уплощено в дорзо-вентральном направлении. Кутикула гладкая. Длина червя 0,94 мм; наибольшая ширина в задней дисковидной части тела 0,86 мм. Ротовая присоска овальная, размером 0,15 × 0,17 мм. Брюшная присоска также овальная, крупнее ротовой, размером 0,24 × 0,22 мм. Пищевод короткий, скорее воронкообразный, чем трубковидный. Ветви кишечника простые, трубковидные, толстые, дугообразно изогнутые, до заднего конца тела паразита немного не доходят. Желточники, яичник и семенники крупные, расположены компактно между задним краем брюшной присоски, ветвями кишечника и задним концом тела червя. Семенники фестончато-лопастные, находятся кзади от желточников, наискось один позади другого. Передний семенник лежит позади желточника, возле кишечной ветви, напротив яичника; размер этого семенника 0,17 × ×0,22 мм. Задний семенник находится возле слепого конца кишечной ветви, кзади от яичника. Этот семенник крупнее переднего, 0,21 × 0,37 мм. Половое отверстие находится возле переднего края брюшной присоски. Желточники овальной или, скорее, грушевидной формы, расположены близ нижнего края брюшной присоски, кпереди от яичника и переднего семенника; размер правого желточника 0,12 × 0,08 мм, левого — 0,09 × 0,08 мм. Яичник лопастной, лежит возле кишечной ветви, между задним семенником и желточником, напротив переднего семенника. Размер яичника такой же, как и переднего семенника,— 0,17 × 0,22 мм. Матка расположена кзади от брюшной присоски; большая часть ее петель находится на кишечных ветвях и кнаружи от них и лишь немногие из петель матки расположены между кишечными стволами. Яйца овальные, размером 0,033 × 0,021 мм.

Литература: Wu, 1937, стр. 209—213.

Подрод *Catoptroides* (Odhner, 1902) Pigulevsky, 1952

Диагноз подрода

Phyllodistomum. Трематоды грушевидной формы. Кпереди от брюшной присоски тело паразита сужено и вытянуто наподобие конуса. Кзади от брюшной присоски тело червя расширено, овально-дисковидной формы.

Фиксаторный аппарат представлен двумя присосками, расположенными в передней половине или передней трети тела червя.

Пищеварительная система состоит из пищевода и двух простых ветвей кишечника, длинных или коротких, иногда с боковыми дивертикулообразными выпячиваниями кишечных стенок. Экстреторное отверстие находится в заднем конце тела червя. Экскреторный пузырь длинный, трубковидный.

Яичник цельнокрайный, овальный или лопастной, расположен кпереди, сбоку или кзади от желточников и на одном уровне, либо кпереди и наискось от переднего семенника. Желточники лопастные, гроздевидные или ветвистые. Семенники цельнокрайные или лопастные, лежат по диагонали, один позади другого, реже один против другого. Матка с большим числом петель, расположенных между ветвями и кнаружи от кишечных ветвей, реже — петли матки целиком отодвинуты кнаружи от кишечных ветвей.

Характерной особенностью для представителей этого подрода является грушевидная форма тела червя, а также гроздевидное или ветвистое строение желточников.

Паразиты почек, мочеточников, мочевого пузыря и полости тела рыб, реже — хвостатых амфибий Европы, Азии, Африки и Северной Америки.

Типичный вид: *Ph.* (*Catoptroides*) *spatula* (Odhner, 1902).

Таблица для определения видов подрода *Catoptroides* (Odhner, 1902)

1(18). Желточники ветвистые.
2(17). Ветви кишечника длинные, заканчиваются недалеко от заднего конца тела червя.
3(10). Брюшная присоска меньше или равна ротовой.
4(7). Яичник крупнее семенников.
5(6). Яичник и семенники цельнокрайные. Петли матки не заходят кнаружи от кишечных ветвей . . . . . *Phyllodistomum* (*Catoptroides*) *carangis* Manter, 1947.
6(5). Яичник и семенники не цельнокрайные, а лопастные. Петли матки заходят кнаружи от кишечных ветвей . . . . . *Phyllodistomum* (*Catoptroides*) *mogurndae* Yamaguti, 1934.
7(4). Яичник меньше семенников.
8(9). Ветви желточников тонкие . . . . . *Phyllodistomum* (*Catoptroides*) *pavlovskii* (Zmeev, 1936).
9(8). Ветви желточников толстые . . . . . *Phyllodistomum* (*Catoptroides*) *acceptum* Looss, 1901.
10(3). Брюшная присоска крупнее ротовой.
11(14). Задний семенник находится вблизи слепых концов кишечных ветвей.
12(13). Яичник, желточники и семенники расположены компактно . . *Phyllodistomum* (*Catoptroides*) *parasiluri* Yamaguti, 1934.
13(12). Яичник, желточники и семенники расположены разреженно . . . *Phyllodistomum* (*Catoptroides*) *hunteri* (Arnold, 1934).
14(11). Задний семенник находится не вблизи, а далеко кпереди от слепых концов кишечных ветвей.
15(16). Семенники значительно крупнее яичника, вытянуты по продольной оси тела червя . . . . . *Phyllodistomum* (*Catoptroides*) *petruschewskii* Pigulevsky, 1953.
16(16). Семенники равны или незначительно крупнее яичника и не

81

81. ***Phyllodistomum*** (***Phyllodistomum***) ***wiskowskyi*** Pigulevsky, 1853
(по By, 1937)

вытянуты по продольной оси тела червя, неправильно-округлой формы . . . . . *Phyllodistomum* (*Catoptroides*) *linguale* Odhner, 1902.

17(2). Ветви кишечника короткие, заканчиваются далеко кпереди от заднего конца тела червя . . . . . *Phyllodistomum* (*Catoptroides*) *singulare* Lynch, 1936.

18(1). Желточники не ветвистые, а гроздевидно-лопастные.

19(34). Брюшная присоска меньше или равна ротовой.

20(31). Яичник, желточники и семенники расположены компактно позади брюшной присоски, далеко от заднего конца тела червя.

21(24). Половые отверстия находятся возле развилка кишечника.

22(23). Ветви кишечника длинные, заканчиваются недалеко от заднего конца тела червя . . . . . *Phyllodistomum* (*Catoptroides*) *patellare* (Sturges, 1897).

23(22). Ветви кишечника недлинные, заканчиваются далеко кпереди от заднего конца тела червя . . . . . *Phyllodistomum* (*Catoptroides*) *brevicaecum* Steen, 1938.

24(21). Половые отверстия находятся не возле развилка кишечника, а посередине между развилком кишечника и передним краем брюшной присоски.

25(28). Яичник лежит сбоку или кпереди от желточников.

26(27). Семенники и яичник крупные . . . . . *Phyllodistomum* (*Catoptroides*) *spatula* (Odhner, 1902).

27(26). Семенники и яичник мелкие . . . . . *Phyllodistomum* (*Catoptroides*) *spatulaeforme* (Odhner, 1902).

28(25). Яичник лежит не сбоку, а кзади от желточника.

29(30). Семенники и яичник крупные . . . . . *Phyllodistomum* (*Catoptroides*) *lacustri* (Loewen, 1929).

30(29). Семенники и яичник небольшие . . . . . *Phyllodistomum* (*Catoptroides*) *staffordi* Pearse, 1924.

31(20). Яичник, желточники и семенники расположены далеко друг от друга.

32(33). Семенники крупнее яичника . . . . . *Phyllodistomum* (*Catoptroides*) *zachvatkini* Pigulevsky, 1953.

33(32). Семенники меньше яичника . . . . . *Phyllodistomum* (*Catoptroides*) *caudatum* Steelman, 1938.

34(19). Брюшная присоска больше ротовой.

35(43). Желточники вытянуты перпендикулярно к длинной оси тела червя.

36(39). Яичник удлиненно-овальной формы, вытянут параллельно желточникам. Экскреторный пузырь без боковых ветвей.

37(38). Семенной пузырек крупный, длинный . . . . . *Phyllodistomum* (*Catoptroides*) *massino* Pigulevsky, 1953.

38(37). Семенной пузырек небольших размеров . . . . . *Phyllodistomum* (*Catoptroides*) *levisi* Srivastava, 1938.

39(36). Яичник округлой формы, слаболопастной, не вытянут параллельно желточникам.

40(41). Петли матки заходят кнаружи от кишечных ветвей . . . . . *Phyllodistomum* (*Catoptroides*) *carolini* Holl, 1929.

41(40). Петли матки не заходят кнаружи от кишечных ветвей . . . . *Phyllodistomum* (*Catoptroides*) *macrobrachicola* Yamaguti, 1934.

42(36). Экскреторный пузырь с тремя боковыми ветками . . . . . *Phyllodistomum* (*Catoptroides*) *singhiai* Gupta, 1951.

43(35). Желточники не вытянуты перпендикулярно к длинной оси тела червя, округлые.
44(45). Яичник цельнокрайный, овальный . . . . . *Phyllodistomum* (*Catoptroides*) *sinense* Wu, 1937.
45(44). Яичник нецельнокрайный, лопастной . . . . . *Phyllodistomum* (*Catoptroides*) *stromi* Pigulevsky, 1953.

Phyllodistomum (*Catoptroides*) *spatula* (Odhner, 1902).

Синоним: *Catoptroides spatula* Odhner, 1902

(Рис. 82)

Хозяева: южные сомы (*Bagrus bayad* и *Bagrus docmac* из сем. *Bagridae*).

Локализация: мочевой пузырь.

Место обнаружения: Африка (р. Нил, близ Омдурмана).

Описание вида (по Одиеру, 1902 и 1911). Форма тела паразита грушевидная. Кпереди от брюшной присоски тело червя вытянуто и сужено. Кзади от брюшной присоски — расширено в виде диска с неравными краями. Тело паразита уплощено в дорзо-вентральном направлении. Кутикула гладкая. Длина червя 5—5,75 мм; наибольшая ширина в задней дисковидной части тела 3,0—3,6 мм. Ротовая присоска у паразитов длиной в 5 мм округлая, 0,5—0,52 мм в поперечном сечении. Брюшная присоска такой же формы, как и ротовая, и такой же величины или несколько меньше, 0,48—0,5 мм в диаметре. Пищевод трубковидный, относительно короткий. Ветви кишечника простые трубковидные, немного не доходят до заднего конца тела паразита. Развилок кишечника находится значительно ближе к ротовой, чем к брюшной, присоске. Яичник, желточники и семенники расположены компактно вблизи брюшной присоски, между ветвями кишечника, далеко от заднего конца тела червя. Семенники с глубокими лопастями, расположены симметрично возле кишечных ветвей недалеко от брюшной присоски, кзади от желточников и яичника. Половое отверстие вдвое ближе расположено к брюшной присоске, чем к ротовой, и на равном расстоянии от переднего края брюшной присоски и развилка кишечника. Желточники глубоколопастные, похожи на тутовую ягоду или грозди винограда, расположены сбоку от яичника, кпереди от семенников и недалеко от заднего края брюшной присоски. Яичник цельнокрайный, овальный, расположен сбоку от желточников, между брюшной присоской и семенниками. Размер яичника 0,4—0,5 мм в поперечном сечении. Матка находится в задней дисковидной части тела червя, кзади от семенников. Ее петли лежат между ветвями кишечника; частично петли матки заходят и кнаружи от кишечных ветвей. Яйца овальные, размером 0,031 × 0,022 мм.

Литература: Odhner, 1902, стр. 66; Looss, 1902, стр. 843—863; Odhner, 1911, стр. 7—9; Travassos, 1923, стр. 224; Nybelin, 1926, стр. 3—29; Lewis, 1935, стр. 103—117; Bhalerao, 1937, стр. 107—109.

Phyllodistomum (*Catoptroides*) *acceptum* Looss, 1901

(Рис. 83)

Хозяева: рыбы (*Crenilabrus* (*Bodianus*) *pavo*, *Crenilabrus* (*Bodianus*) *griseus* из сем. *Labridae*).

Локализация: мочевой пузырь.

Места обнаружения: Средиземное море близ Трпеста, СССР (Черное море).

82

82. ***Phyllodistomum*** (*Catoptroides*) *spatula* (Odhner, 1902)
(по Одиеру, 1911)

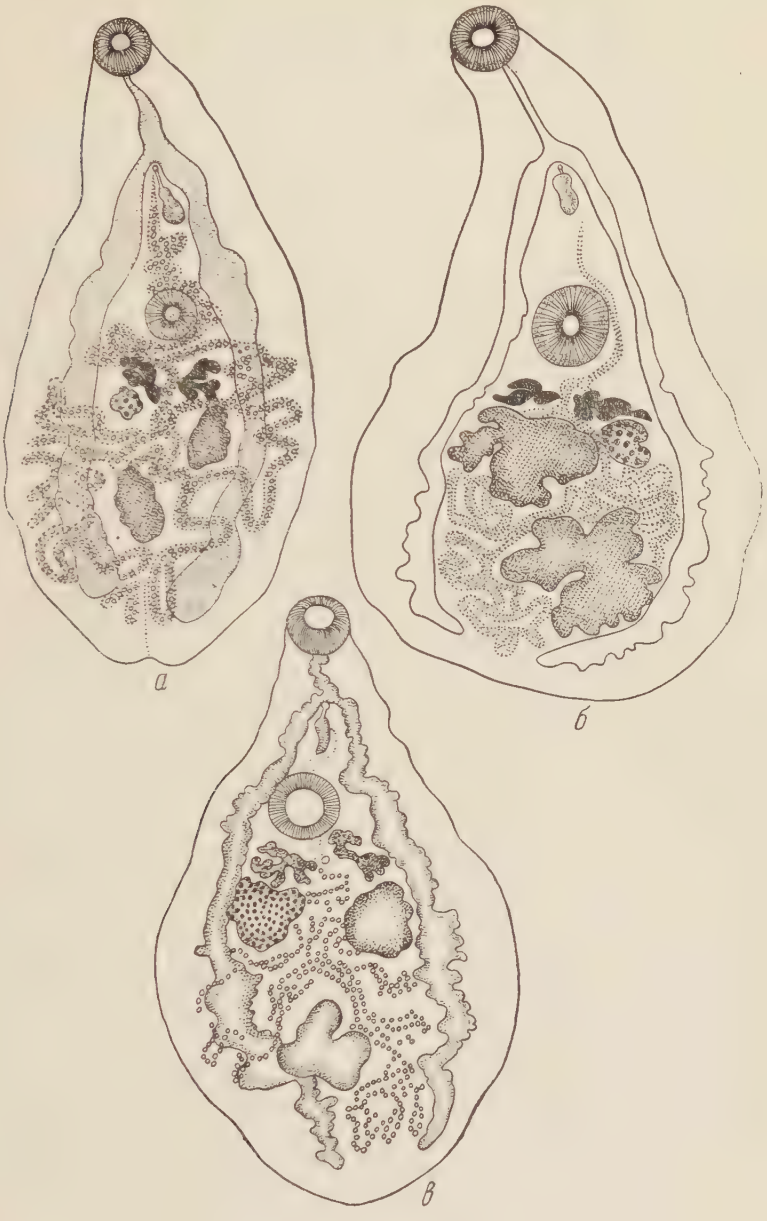
Историческая справка. Этот вид впервые был описан Лооссом (1901) у рыб семейства *Labridae* из Средиземного моря, близ Трпеста. Спустя 40 лет Османов (1940) вновь нашел паразитов этого вида у рыб семейства *Labridae* в Черном море, близ Днепровского лимана. В своей работе Османов (1940) называет почему-то этот вид не *Ph. acceptum*, а *Ph. aceptum* и отмечает сравнительно высокую зараженность им рыб *Crenilabrus pavo*. «Из 18 вскрытых рыб этого вида,— сообщает Османов (1940), — зараженными оказались 7 (38,85%). Интенсивность заражения была: 4, 6, 1, 28, 9, 42, 25». Просматривая коллекции горгодерид кафедры зоологии беспозвоночных ЛГУ, я нашел *Ph.* (*Cat.*) *acceptum* Looss, 1901 среди сборов Б. Е. Быховского, обнаружившего этот вид червя у *Crenilabrus pavo* в Черном море, близ Севастополя. Наконец, мной этот вид паразита был также обнаружен у *Crenilabrus pavo* в Черном море возле Одессы. При изучении препаратов мне пришлось отметить значительную вариабельность в строении и расположении отдельных органов пищеварительной и половой систем паразитов этого вида. В связи с этим я внес ряд дополнений к данным Лооса (1901) при описании вида в этой работе.

Описание вида. Форма тела паразита грушевидная, суженная кпереди от брюшной присоски и расширенная кзади от нее. Тело червя уплощено в дорзо-вентральном направлении. Кутикула гладкая. Длина червя, по данным Лооса (1901), достигает 7,2 мм; по Османову (1940) — 3,5 мм; по моим измерениям — от 3 до 4 мм. Наибольшая ширина в задней, расширенной части тела, по данным Лооса, доходит до 3,4 мм; по Османову — 1,75 мм; по моим измерениям — 1,5—2 мм. Ротовая присоска круглая или овальная, размером 0,6 мм в диаметре (Лоос) 0,275 мм в диаметре (Османов), 0,27—0,34 × 0,29—0,35 (по моим измерениям). Брюшная присоска также круглая или овальная, равна или несколько крупнее ротовой, размером 0,6 мм в диаметре (Лоос), 0,288 мм в поперечном сечении (Османов), 0,32—0,38 × 0,34—0,40 мм (по моим измерениям). Пищевод более или менее широкий, 0,23—0,39 мм (по моим измерениям; Лоос и Османов размеры длины пищевода не приводят). Ветви кишечника простые, трубковидные с дивертикулообразными выростами по краям, до заднего конца тела паразита немного не доходят. Развилок кишечника несколько ближе к ротовой, чем к брюшной присоске. Согласно моим наблюдениям, экскреторное отверстие находится в заднем конце паразита; экскреторный пузырь длинный, трубковидный, расположен медианно, кпереди доходит до желточников. Семенники, яичник и желточники находятся позади брюшной присоски, между ветвями кишечника. Семенники крупные, большей частью глубоколопастные, реже — неправильно-овальной формы, с небольшими лопастями. По данным Лооса, семенники расположены по диагонали, один позади другого, неправильной формы, несколько вытянуты по длинной оси, но без глубоких вырезок. По Османову — семенники фестончато-лопастные, расположены позади брюшной присоски, между ветвями кишечника, наискось один впереди другого.

Согласно моим наблюдениям, семенники — лопастные, расположены по диагонали, один позади другого, в задней трети или в задней половине тела червя, в непосредственной близости или далеко друг от друга. Передний семенник расположен либо тотчас же позади желточника, и тогда он находится на одном уровне с яичником, либо далеко кзади от желточника, и тогда он лежит наискось кзади от яичника. Задний семенник всегда расположен на значительном расстоянии кзади от яичника и

может отстоять далеко или близко от заднего конца тела червя. В некоторых случаях задний семенник располагается посередине между слепыми концами кишечника. Семенники по величине могут быть равны или в 2—3 раза превосходят размеры брюшной присоски. По моим измерениям, размеры переднего семенника 0,34—0,66 × 0,34—0,68 мм, заднего 0,38—0,65 × 0,44—0,68 мм. Протоки обоих семенников сливаются на уровне брюшной присоски в непарный vas deferens. Половая бурса находится позади развилка кишечника. Яичник неправильно-овальной формы, реже лопастной, расположен тотчас же позади или реже сбоку от желточников. Размеры яичника, по моим данным, варьируют от 0,18 мм до 0,38 мм ширины и от 0,31 мм до 0,40 мм длины. Желточники парные, ветвистые, их ветви толстые и крупные. Размер желточников 0,16—0,24 × × 0,26—0,36 мм. Длина отдельных ветвей желточников от 0,02 мм до 0, 22 мм (размеры семенников, яичника и желточников ни Лоосс, ни Османов не приводят.) Матка расположена позади брюшной присоски между ветвями кишечника, но у описанного Лооссом паразита ее петли заходят и кнаружи от кишечных ветвей. Яйца овальные, размером 0,038 × × 0,024 мм и, по данным Лоосса, заключают мирацидия. Османов (1940) приводит более мелкие размеры яиц — 0,018—0,023 × 0,010—0,015 мм; но, повидимому, он указал размеры незрелых яиц, так как мои измерения давали неизменно результаты, близкие к данным Лоосса,— 0,038—0,044 × × 0,023—0,026 мм. Является ли описанная выше изменчивость в строении *Ph.* (*Cat.*) *acceptum* особенностью, свойственной только паразитам, найденным у рыб Черного моря, или же подобные явления наблюдаются и у червей, обнаруженных у рыб семейства *Labridae* Средиземного моря, решить трудно, так как соответствующих данных в работе Лоосса нет.

Молодая форма *Phyllodistomum* (*Catoptroides*) *acceptum*. Среди просмотренных мною препаратов оказался один молодой паразит грушевидной формы, размером 2,27 мм длины и 1,4 мм ширины. Он оказался совершенно сходным и по строению и по размерам отдельных органов, за исключением соотношения в величине ротовой и брюшной присосок, с паразитом такого же возраста *Ph* (*Cat.*) *pavlovskii*. У описываемой мной молодой формы *Phyllodistomum* (*Catoptroides*) *acceptum* Looss, 1901 ротовая присоска несколько меньше брюшной, размером 0,22 × 0,24 мм. Брюшная присоска находится в передней половине, на границе узкой и широкой частей тела; ее размер 0,24 × 0,28 мм. Пищевод трубковидный, 0,2 мм длины. Ветви кишечника толстые, извитые, с довольно крупными боковыми дивертикулообразными выпячиваниями. Обе ветви слепо заканчиваются в заднем конце тела паразита. Развилок кишечника расположен значительно ближе к ротовой, чем к брюшной присоске. Яичник, желточники и семенники находятся позади брюшной присоски между ветвями кишечника. Семенники лопастные, расположены по диагонали один позади другого. Передний семенник лежит на некотором расстоянии кзади от желточника и наискось и несколько кзади от яичника. Задний семенник находится на некотором расстоянии кзади от яичника. Размер переднего семенника 0,21 × 0,25 мм, заднего — 0,24 × 0,28 мм. Яичник слаболопастной, расположен позади желточников, размером 0,15 × 0,17 мм. Желточники ветвистые, их ветви тонкие и сравнительно длинные, размером 0,11—0,15 мм. Немногочисленные петли матки расположены между ветвями кишечника. Характерной особенностью, отличающей молодых от взрослых паразитов того же вида, является более компактное расположение яичника, желточников и семенников сравнительно далеко от заднего конца тела червя, а также строение желточников. У молодых форм



83

83. *Phyllodistomum* (*Catoptroides*) *acceptum* Looss, 1901

а — по Лооссу, 1901; *б* — по Османову, 1948; *в* — по Пигулевскому, 1953

паразитов желточники длинные и тонкие, ветвистые, в то время как у половозрелых экземпляров они с более короткими и толстыми ветвями.

Литература: Looss, 1901, стр. 203; Travassos, 1923, стр. 7; Lewis, 1935, стр. 103—117; Bhalerao, 1937, стр. 108; Османов, 1940, стр. 215.

Phyllodistomum (*Catoptroides*) *brevicaecum* Steen, 1938

(Рис. 84)

Хозяин: умбра (*Umbra limi* из сем. *Umbridae*).

Локализация: мочевой пузырь.

Место обнаружения: США (штат Индиана).

Описание вида (по Стину, 1938). Форма тела паразита грушевидная, в области брюшной присоски разделена на две части: переднюю — узкую, коническую, и заднюю — сильно расширенную, шестиугольную. Тело уплощено в дорзо-вентральном направлении, с кутикулой, снабженной сосочкообразными выростами 0,0068 мм высоты и 0,0085 мм ширины у основания. Эти образования, более густо расположенные в передней узкой части тела червя, переходят на ротовую присоску и окружают ротовое отверстие. Наибольшая ширина тела 2,04 мм. Ротовая присоска овальной формы, размером 0,166—0,29 × 0,166—0,264 мм. Брюшная присоска меньше ротовой, округлой формы, размером 0,136—0,228 × × 0,136—0,214 мм. Соотношение размеров ротовой и брюшной присосок как 1 : 0,82. Пищевод трубковидный, слегка изогнутый. Ветви кишечника короткие и толстые, далеко не доходят до заднего конца тела паразита. Развилок кишечника ближе к ротовой, чем к брюшной, присоске. Семенники неправильно-овальной формы, слегка лопастные, расположены позади брюшной присоски между ветвями кишечника, вблизи их слепых концов, несколько наискось, один семенник позади другого. Передний семенник лежит тотчас же позади желточника, его размер 0,053—0,17 × × 0,051—0,136 мм. Задний семенник находится позади яичника, у самого конца кишечной ветви, его размер 0,102—0,187 × 0,038 —0,162 мм. Желточники лопастные, вытянутые в поперечном направлении к длинной оси тела червя, лежат позади брюшной присоски. Размер их 0,102—0,204 × × 0,048—0,122 мм. Яичник, расположенный между желточником и задним семенником, с неглубокими лопастями; его размер 0,144—0,238 × 0,128—0,161 мм. Семенники, желточники и яичник лежат тесно прижатые друг к другу у заднего края брюшной присоски. Семенной пузырек и половые отверстия расположены между брюшной присоской и развилком кишечника, ближе к последнему. Матка состоит из большого числа петель, заполняет все пространство кзади от половых желез в задней, расширенной части тела паразита. Яйца овальные, размером 0,0294—0,0308 × 0,0182—0,022 мм. В зрелых яйцах заключен мирацидий.

Литература: Steen, 1938, стр. 201—210.

Phyllodistomum (*Catoptroides*) *carangis* Manter, 1947

(Рис. 85)

Хозяин: рыба (*Caranx ruber* из сем. *Carangidae*).

Локализация: найден в смыве из полости тела; возможно, что первоначальная локализация — мочевой пузырь.

Место обнаружения: США (Флорида, Тортугас).

Описание вида (по Мантеру, 1947). Форма тела овальная; его длина 8,061 мм; ширина на уровне полового отверстия 2,639 мм. При фиксации паразита, края задней части тела завернулись дорзально; нормально тело расширяется приблизительно на уровне брюшной присоски. Тело очень тонкое, нежное и листовидное; вентральная поверхность вся покрыта маленькими сосочками, дорзальная поверхность гладкая. Ротовая присоска 0,686 мм в диаметре; брюшная присоска 0,537 мм в диаметре; соотношение размеров присосок приблизительно как 1 : 0,98. Длина передней части тела 2,529 мм. Фаринкс отсутствует; пищевод в длину 0,474 мм; кишечные стволы мало заметны, простираются приблизительно на 1,9 мм от заднего конца тела. Половое отверстие расположено медианно, посередине между брюшной присоской и кишечной бифуркацией. Семенники очень маленькие, круглые, 0,255 мм в диаметре, без лопастей, расположены по диагонали, далеко один от другого, разделены маткой; задний семенник находится на 2,09 мм от заднего конца тела и на 0,728 мм кзади от переднего семенника. Семенной пузырек шаровидный, 0,438 мм в поперечном диаметре, лежит впереди полового отверстия. Яичник расположен на 0,401 мм кзади от брюшной присоски, вправо от медианной линии и вправо от правого желточника. Желточники лежат близко один к другому, на небольшом расстоянии кзади от брюшной присоски, каждый с глубокими лопастями, благодаря чему имеет вид, похожий на якорь. Тельце Мелиса находится непосредственно впереди желточников. Матка с тонкими петлями, целиком расположена между кишечными стволами, кончается на расстоянии 1,456 мм от заднего конца. Яйца 0,032—0,036 × 0,019—0,022 мм. Экскреторное отверстие расположено дорзально, на расстоянии 0,416 мм от заднего конца тела червя.

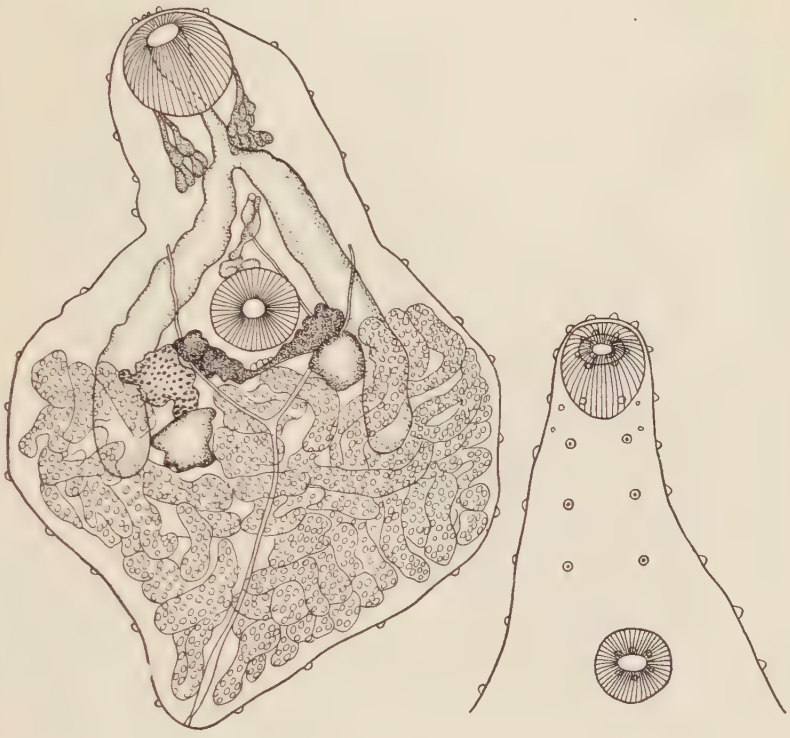
Литература: Manter, 1947, стр. 328—329.

Phyllodistomum (*Catoptroides*) *carolini* Holl, 1929

(Рис. 86)

Хозяин: сом (*Ameiurus natalis* из сем. *Ameiuridae*).
Локализация: мочевой пузырь.
Место обнаружения: США (Северная Каролина).

Описание вида (по Холлу, 1929). Форма тела паразита грушевидная; на уровне брюшной присоски тело паразита разделяется на две части: переднюю — узкую, конической формы, и заднюю — широкую, в форме овального диска. Тело уплощено в дорзо-вентральном направлении. Кутикула гладкая. Длина червя 1,3 мм; наибольшая ширина в задней, дискоидальной части паразита 0,78 мм, в передней, узкой части, на уровне брюшной присоски — 0,38 мм. Ротовая присоска не совсем правильной кругло-овальной формы, 0,16 мм в диаметре. Брюшная присоска округлой формы 0,23 мм в диаметре. Пищевод трубковидный, короткий, 0,12 мм длины. Ветви кишечника простые, трубковидные, немного не доходят до заднего конца тела паразита. Диаметр просвета кишечной трубки в узком месте 0,1 мм, в наиболее широком — 0,16 мм. Развилок кишечника расположен вблизи ротовой присоски. Экскреторный пузырь Y-образный. Семенники неправильно овальной формы, с небольшими лопастями, расположены в задней, расширенной части тела червя между ветвями кишечника, позади желточников и яичника, по диагонали, один несколько впереди другого. Размеры переднего семенника 0,23 × 0,15 мм, заднего —



84

84. *Phyllodistomum* (*Catoptroides*) *brevicaecum* Steen, 1938 (по Стину, 1938)

85

86

85. *Phyllodistomum* (*Catoptroides*) *carangis* Manter, 1947 (по Мантеру, 1947)
86. *Phyllodistomum* (*Catoptroides*) *carolini* Holl, 1929
а — по Холлу, 1929; *б* — по Льюису, 1935

0,18 × 0,14 мм. Половая бурса лежит возле переднего края брюшной присоски. Мужское и женское половые отверстия, расположенные рядом, находятся на равном расстоянии между передним краем брюшной присоски и развилком кишечника. Желточники овальной формы с небольшими лопастями, лежат между брюшной присоской, передним семенником и яичником. Яичник лопастной, расположен между желточниками и семенниками; размер его 0,12 × 0,11 мм. Матка расположена в задней, расширенной части тела червя, кзади от брюшной присоски. Петли матки многочисленные, лежат между ветвями и кнаружи от ветвей кишечника. Яйца кругло-овальной формы, размером 0,025 × 0,022 мм. При сравнении рисунков и описания *Ph. carolini* с ранее описанным Пирсом (1924) *Ph. staffordi* оказалось много общего между тем и другим видом. Однако имеются и отличия. У *Ph. staffordi* желточники, яичник и семенники тесно сгруппированы возле заднего края брюшной присоски, тогда как у *Ph. carolini* они лежат разреженно. Желточники у вида, описанного Холлом, овальные, с небольшими лопастями, тогда как у вида, описанного Пирсом, они глубоколопастные.

Литература: Pearse, 1924, стр. 154—155; Holl, 1929, стр. 49—53; Lewis, 1935, стр. 103—117; Bhalerao, 1937, стр. 108; Srivastava, 1939, стр. 393.

Phyllodistomum (*Catoptroides*) *caudatum* Steelman, 1938

(Рис. 87)

Хозяин: сом (*Ameiurus melas* из сем. *Ameiuridae*).

Локализация: мочевой пузырь.

Место обнаружения: США (штат Оклаема).

Описание вида (по Стилмену, 1938). Форма тела паразита грушевидная. На уровне брюшной присоски тело червя явственно разделяется на две части: переднюю — узкую, вытянутую, и заднюю — широкую в виде круглого диска. Кроме того, в задней части тела паразита в области экскреторного отверстия имеется небольшой конусообразный выступ. Тело червя уплощено в дорзо-вентральном направлении. Кутикула гладкая. Длина паразита 2,77 мм; наибольшая ширина в задней, дисковидной части тела 1,508 мм. Ротовая присоска округлой формы, 0,29 мм в диаметре. Брюшная присоска также округлой формы, почти такого же размера, как и ротовая, 0,28 мм в диаметре. Пищевод извитой, трубковидный. Ветви кишечника простые, трубковидные, немного не доходят до заднего конца тела паразита. Диаметр просвета кишечных ветвей более или менее одинаково широкий по всей длине кишечника. Развилок кишечника находится вблизи ротовой присоски и довольно далеко от брюшной. Семенники с глубокими лопастями, расположены позади брюшной присоски, желточников и яичника между ветвями кишечника, несколько наискось один позади другого. Размеры переднего семенника 0,233 мм длины и 0,219 мм ширины; заднего семенника — 0,262 мм длины и 0,235 мм ширины. Мужской концевой половой аппарат представлен семенным пузырьком, расположенным позади развилка кишечника. Желточники лопастные, расположены кзади от брюшной присоски, между ветвями кишечника, впереди яичника и семенников. Яичник 3—6-лопастной, находится между желточником и задним семенником. Матка расположена кзади от брюшной присоски, между стволами кишечника, но некоторые петли ее заходят также кнаружи от кишечных ветвей. Яйца овальные, размером 0,032 × 0,024 мм.

Литература: Steelman, 1938, стр. 613—616.

Phyllodistomum (*Catoptroides*) *hunteri* (Arnold, 1934)

Синоним: *Catoptroides hunteri* Arnold, 1934

(Рис. 88)

Хозяин: сом (*Ameiurus nebulosus* из сем. *Ameiuridae*).
Локализация: мочевой пузырь.
Место обнаружения: США (штат Нью-Йорк).

Описание вида (по Арнольду, 1934). Форма тела паразита грушевидная. На уровне брюшной присоски тело паразита разделяется на две части: переднюю — узкую, коническую, с вершиной конуса возле ротовой присоски, и заднюю — расширенную, круглую, дискоидальную. Тело паразита уплощено в дорзо-вентральном направлении. Кутикула гладкая. Длина червя от 1 мм до 4,41 мм; наибольшая ширина в задней, расширенной части тела червя от 0,76 мм до 3,25 мм. Длина передней, узкой части тела паразита 0,43—2,01 мм. Ротовая присоска округлой формы, размером 0,15—0,40 × 0,16—0,46 мм. Брюшная присоска также округлой формы, крупнее ротовой, размером 0,28—0,71 × × 0,30—0,74 мм. Отношение величины ротовой и брюшной присосок к длине тела червя может быть представлено как 1 : 10, 1 : 14 и 1 : 5, 1 : 7. Пищевод трубковидный, несколько извитой, длиной 0,46 мм. Ветви кишечника простые, трубковидные, дуговидно изогнутые в задней дисковидной части тела червя. Кишечные стволы немного не доходят до заднего конца тела паразита. Диаметр просвета кишечной трубки 0,25—0,26 мм. Развилок кишечника значительно ближе к ротовой, чем к брюшной, присоске. Семенники фестончато-лопастные, расположены между ветвями кишечника, ближе к заднему концу тела червя, чем к брюшной присоске; лежат позади желточников и яичника, несколько наискось один впереди другого. Размеры переднего семенника 0,21—0,82 × 0,21—0,58 мм, заднего — 0,23—0,83 × 0,23—0,61 мм. Мужской концевой половой аппарат представлен семенным пузырьком 0,14—0,64 мм длины и 0,07—0,37 мм ширины, лежащим между брюшной присоской и развилком кишечника, ближе к последнему. Мужское половое отверстие, расположенное рядом с женским, находится неподалеку от развилка кишечника. Желточники глубоколопастные, расположены на некотором расстоянии кзади от брюшной присоски, между ветвями кишечника, впереди яичника и переднего семенника. Размер желточников 0,29 × 0,21—0,27 мм. Яичник лопастной, находится между желточником и задним семенником. Размер яичника 0,078—0,63 × 0,11—0,62 мм. Матка находится кзади от брюшной присоски; бóльшая часть ее петель расположена на кишечных ветвях и кнаружи от стволов кишечника. Яйца многочисленные, размером 0,025—0,033 × 0,017—0,025 мм. Средний размер яиц 0,028 × × 0,02 мм.

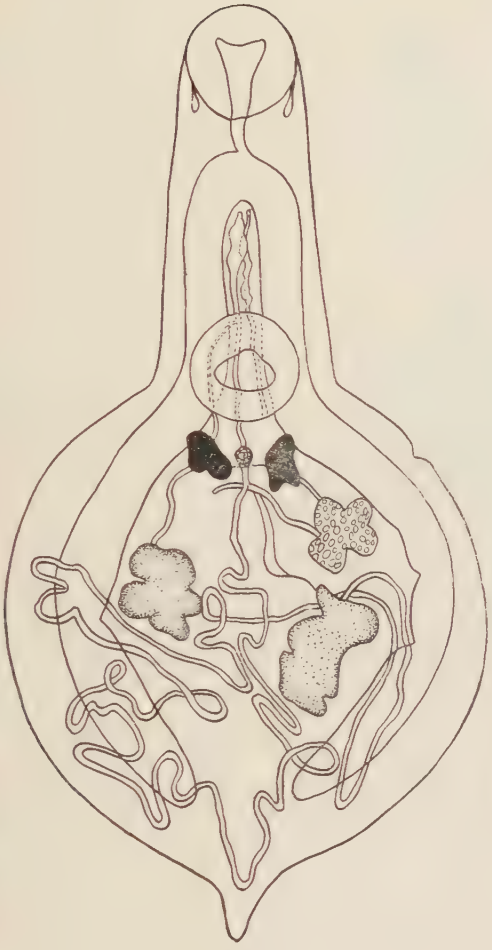
Литература: Arnold, 1934, стр. 270—274; Bhalerao, 1937, стр. 107—109.

Phyllodistomum (*Catoptroides*) *lacustri* (Loewen, 1929)

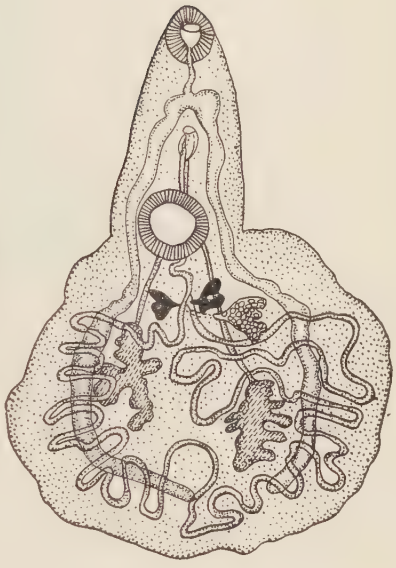
Синоним: *Catoptroides lacustri* Loewen, 1929

(Рис. 89)

Хозяин: сом (*Ameiurus* (*Kaustor*) *lacustris* из сем. *Ameiuridae*).
Локализация: мочевой пузырь.
Место обнаружения: США (Минесота).

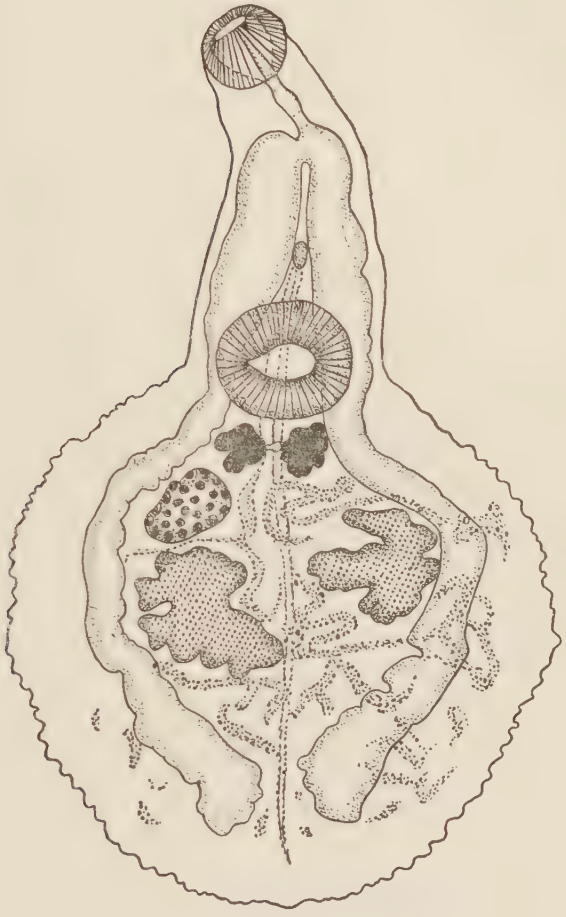


87



88

87. *Phyllodistomum* (*Catoptroides*) *caudatum* Steelman, 1938 (по Стилмену, 1938)
88. *Phyllodistomum* (*Catoptroides*) *hunteri* (Arnold, 1934) (по Арнольду, 1934)



89

89. *Phyllodistomum* (*Catoptroides*) *lacustri* (Loewen, 1929) (по Левену, 1929)

Описание вида (по Левену, 1929). Форма тела паразита грушевидная. Кпереди от брюшной присоски тело червя сужено и вытянуто наподобие конуса. Кзади от брюшной присоски тело расширено, круглой, дисковидной формы, с небольшими зазубринами по краям. Тело паразита уплощено в дорзо-вентральном направлении. Кутикула гладкая. Длина червя 3,33—4,676 мм; наибольшая ширина в задней части тела на уровне переднего семенника 2,11—2,55 мм. Ротовая присоска овальная, размером 0,30—0,40 × 0,28—0,39 мм. Брюшная присоска также овальная, крупнее ротовой, размером 0,48—0,61 × 0,42—0,49 мм. Соотношение размеров ротовой и брюшной присосок как 3 : 5. Пищевод сравнительно толстый и короткий, 0,25 мм длины. Ветви кишечника толстые, с небольшими боковыми дивертикулообразными выпячиваниями. До заднего конца тела червя кишечные стволы немного не доходят. Развилок кишечника находится сравнительно недалеко кзади от ротовой присоски. Экскреторная система, по данным Берда, Винера и Рейбера (1940), представлена экскреторным пузырем, лежащим терминально и несколько дорзально, на расстоянии 0,07 мм от заднего конца тела паразита. Экскреторный пузырь длинный, трубковидный, слегка извитой, расположен медианно от яичника до заднего конца тела червя. На уровне яичника в экскреторный канал впадают слева и справа по одному выносящему экскреторному сосуду. Эти сосуды, в свою очередь, разделяются на две ветви — переднюю и заднюю, в которые впадают экскреторные капилляры. Последние начинаются пламеневидными клетками, лежащими в толще паренхимы группами по четыре. Яичник, желточники и семенники лежат компактно позади брюшной присоски, между ветвями кишечника, далеко впереди от заднего конца тела червя. Размер семенников 0,54—0,77 × 0,42—0,51 мм; ширина переднего семенника больше его длины, задний, наоборот, у́же, но длиннее переднего семенника. Мужской концевой половой аппарат представлен овальным семенным пузырьком, 0,08—0,1 мм длины; простатическая часть — 0,06 мм длины; циррус отсутствует. Яичник неправильно-овальной формы, размером 0,34—0,38 × 0,22—0,28 мм. Желточники гроздевидные, расположены позади брюшной присоски и кпереди от яичника и переднего семенника. Матка находится позади брюшной присоски, между ветвями кишечника; отдельные ее петли заходят также кнаружи от кишечных ветвей. Яйца овальной формы, размером 0,036 × × 0,024 мм.

О близости этого вида с *Phyllodistomum* (*Catoptroides*) *staffordi* Pearse, 1924 указано при описании вида *Ph.* (*Cat.*) *staffordi*.

Литература: Loewen, 1929, стр. 55—62; Lewis, 1935, стр. 103—117; Bhalerao, 1937, стр. 107; Byrd, Renard and Reiber, 1940, стр. 407—420.

Phyllodistomum (*Catoptroides*) *lewisi* Srivastava, 1938

Синоним: *Phyllodistomum* spec. Bhalerao, 1937

(Рис. 90 и 90а)

Хозяева: рыбы (*Belone strongylura* и *Belone cancile* из сем. *Belonidae*, *Ophiocephalus marulius* из сем. *Ophiocephalidae*, *Mastacembelus armatus* из сем. *Mastacembelidae*).

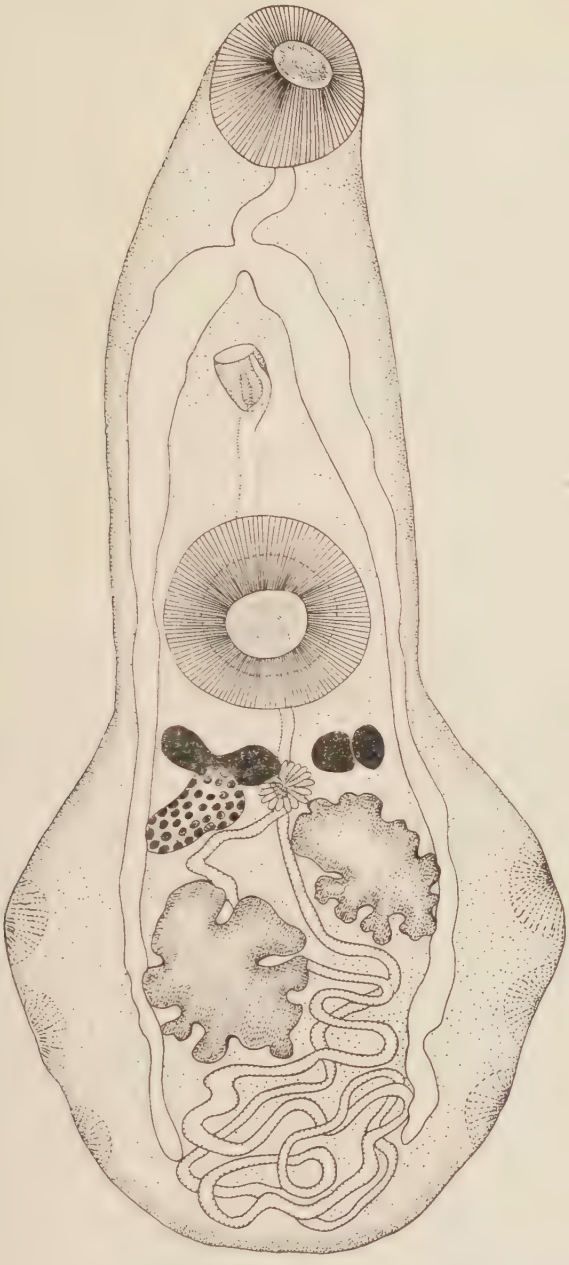
Локализация: мочевой пузырь.

Место обнаружения: Индия (Аллахабат, р. Ганг и Джумна, а также селение Пуна).

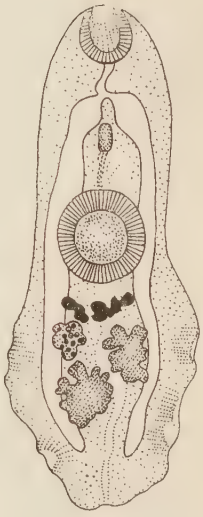
Описание вида (по Сривастава, 1938). Форма тела паразита грушевидная. Часть тела червя, расположенная кпереди от брюшной присоски, узкая, конической формы; задняя часть тела, лежащая кзади от брюшной присоски, расширенная, в виде неправильной формы диска. Края задней расширенной части тела имеют морщинистые складки в форме полукруга. Задний конец паразита тупо закруглен. Тело червя уплощено в дорзо-вентральном направлении. Кутикула гладкая. Длина паразита 2,4 мм; наибольшая ширина в задней, расширенной части тела 1,06 мм. Размер передней, узкой части тела 0,6—1,4 мм, несколько превышает длину задней, расширенной части. Ротовая присоска округлой формы, 0,28 мм в диаметре. Брюшная присоска лежит посередине между передним и задним концами тела червя, также округлой формы, крупнее ротовой, 0,42 мм в диаметре. Пищевод довольно длинный, трубковидный. Ветви кишечника простые, трубковидные, немного не доходят до заднего конца тела паразита. Развилок кишечника находится вблизи ротовой присоски, далеко кпереди от брюшной присоски. Желточники, яичник и семенники расположены близко друг от друга и от брюшной присоски. Семенники фестончато-лопастные, лежат кзади от брюшной присоски, желточников и яичника, между ветвями кишечника, наискось один впереди другого. Передний семенник расположен кзади от левого желточника, против яичника; размер этого семенника 0,36 × 0,22 мм. Задний семенник лежит кзади от яичника, крупнее переднего семенника, размером 0,4 × 0,34 мм. Мужской концевой половой аппарат представлен небольшим семенным пузырьком, размером 0,074—0,04 мм и простатической частью. Циррус отсутствует. Мужское половое отверстие, расположенное рядом с женским, лежит медианно, далеко кпереди от брюшной присоски, вблизи развилка кишечника. Желточники глубоколопастные, поперечно-вытянутые по отношению к длинной оси тела червя, расположены между ветвями кишечника, задним краем брюшной присоски и яичником. Яичник неправильно-овальной формы, находится кзади от правого желточника и кпереди от заднего семенника. Размер яичника 0,2 × 0,12 мм. Лауреров канал имеется. Матка расположена между ветвями кишечника; бо́льшая часть петель ее лежит кзади от семенников. Яйца многочисленные, размером 0,034—0,038 × 0,019 мм.

Описанный Сривастава (1938) вид является сравнительно молодой формой, так как передняя, узкая часть тела паразита несколько длиннее задней, расширенной и матка еще недостаточно развита. Совсем молодую особь под именем *Ph.* spec., еще не дошедшую до мочевого пузыря и обнаруженную в кишечнике *Belone cancile* и *Ophiocephalus marulius*, а также в желудке *Mastacembelus armatus*, описал Балерао (1937). Полное сходство паразита, описанного Балерао, с вышеприведенным видом Сривастава видно по описанию червя, заимствованному из работы Балерао (1937).

Описание молодой формы (по Балерао, 1937). Форма тела грушевидная. Часть тела червя, расположенная кпереди от брюшной присоски, узкая, близкая к конической форме; задняя часть тела, лежащая кзади от брюшной присоски, расширенная, овальной формы. Края задней, расширенной части тела имеют морщинистые полукруглые складки. Тело паразита уплощено в дорзо-вентральном направлении. Кутикула гладкая. Длина червя 1,07—1,71 мм; наибольшая ширина в задней расширенной части червя 0,45—0,64 мм. Длина передней, узкой части тела несколько превышает длину задней, расширенной части. Ротовая присоска округлой формы, размером 0,165—0,21 × 0,15—0,18 мм. Брюшная присоска, расположенная посередине между передним и задним концами тела



90



90a

90. *Phyllodistomum* (*Catoptroides*) *lewisi* Srivastava, 1938 (по Сривастава, 1938)
90а. *Phyllodistomum* (*Catoptroides*) *lewisi* Srivastava, 1938 (по Балерао, 1937)

паразита, также округлой формы, крупнее ротовой, 0,22—0,325 мм в диаметре. Пищевод трубковидный, 0,1 мм длины. Ветви кишечника простые, трубковидные, немного не доходят до заднего конца тела червя. Развилок кишечника находится вблизи ротовой присоски, далеко кпереди от брюшной присоски. Желточники, яичник и семенники расположены близко друг от друга и от брюшной присоски. Семенники глубоколопастные, лежат кзади от брюшной присоски, желточников и яичника, между ветвями кишечника, наискось, один впереди другого. Размеры семенников 0,125—0,245×0,120—0,200 мм. Мужской концевой половой аппарат устроен так же, как это было описано для более взрослых паразитов *Ph. lewisi*. Половые отверстия находятся посередине между ротовой и брюшной присосками, возле развилка кишечника. Желточники глубоколопастные, поперечно вытянутые по отношению к длинной оси тела червя, расположены между ветвями кишечника, задним краем брюшной присоски и яичником. Яичник неправильно овальной формы, с небольшими лопастями, находится кзади от правого желточника и кпереди от заднего семенника. Размер яичника 0,12—0,13×0,08—0,12 мм. Матка не развита.

Литература: Bhalerao, 1937, стр. 106—107; Srivastava, 1938, стр. 391—399.

Phyllodistomum (*Catoptroides*) *linguale* Odhner, 1902

(Рис. 91)

Хозяин: рыба (*Gymnarchus niloticus* из сем. *Gymnarchidae*).

Локализация: мочевой пузырь.

Место обнаружения: Африка (Судан, р. Нил в районе Омдурмана).

Описание вида (по Однеру, 1911). Форма тела паразита яйцевидная, с более узкой, вытянутой передней и расширенной задней частью тела. Тело червя уплощено в дорзо-вентральном направлении. Кутикула гладкая. Длина паразита до 5,4 мм; наибольшая ширина в задней, расширенной части тела 2,3—2,5 мм. Ротовая присоска округлой формы, 0,44 мм в диаметре. Брюшная присоска также округлой формы, крупнее ротовой, размером 0,74 мм в диаметре. Пищевод трубковидный, короткий. Ветви кишечника простые, трубковидные, немного не доходят до заднего конца тела паразита. Развилок кишечника вблизи ротовой присоски и довольно далеко удален кпереди от брюшной присоски. Желточники, яичник и семенники расположены ближе к брюшной присоске и далеко от заднего конца тела паразита. Семенники неправильно-овальной формы, с небольшими лопастями, расположены между ветвями кишечника, кзади от брюшной присоски, желточников и яичника; лежат несколько наискось, один впереди другого. Семенники небольших размеров. Мужское половое отверстие, расположенное рядом с женским, находится недалеко от развилка кишечника. Желточники глубоколопастные, расположены между ветвями кишечника, яичником и семенниками. Желточники вытянуты поперек длинной оси тела червя. Яичник трехлопастной, находится возле левой кишечной ветви, кзади от левого желточника и кпереди от заднего семенника. Матка расположена между ветвями кишечника, кзади от брюшной присоски и желточников. Яйца овальные, 0,034 мм длины.

Литература: Odhner, 1902, стр. 26; Looss, 1902, стр. 843—863; Odhner, 1911, стр. 5—6; Travassos, 1923, стр. 7; Nybelin, 1926, стр. 20—21; Lewis, 1935, стр. 103—117; Bhalerao, 1937, стр. 107—109.

Phyllodistomum (*Catoptroides*) *macrobrachicola* Yamaguti, 1934

(Рис. 92)

Хозяева (экспериментально): бычок (*Mogurnda obscura* из сем. *Gobiidae*) и сом (*Parasilurus asotus* из сем. *Siluridae*).

Локализация: мочевой пузырь.

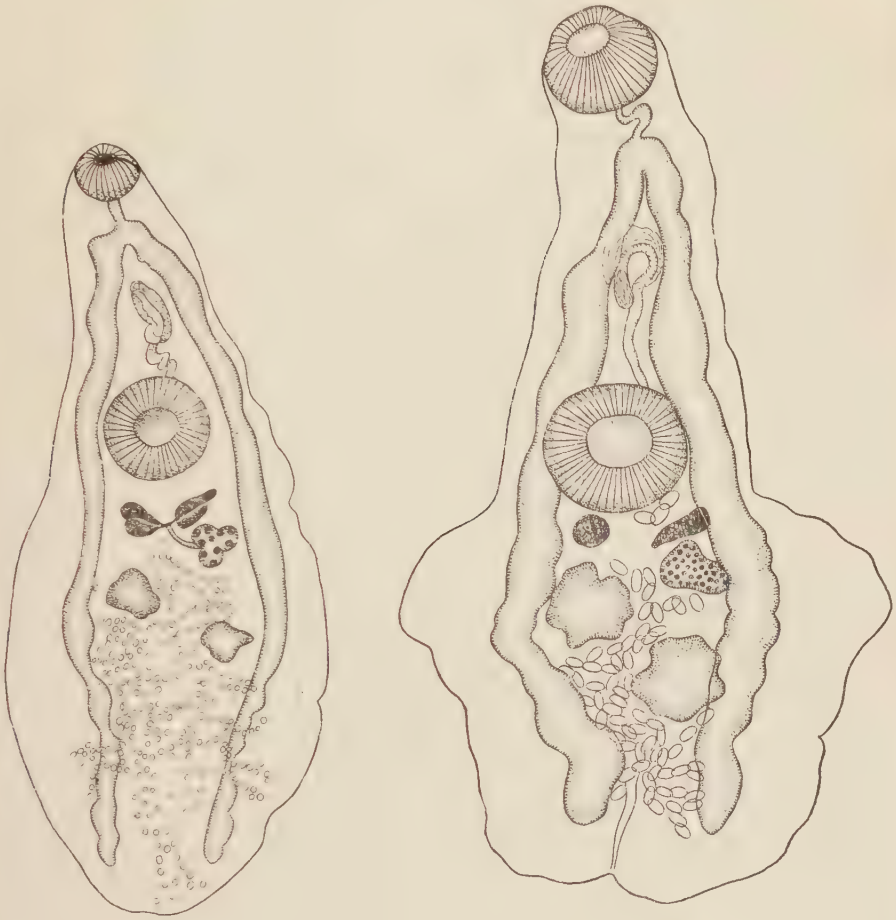
Место обнаружения: Япония.

Описание вида (по Ямагути, 1934). Найден в личиночном состоянии инцистированным в гонадах самки рачка *Macrobrachium nipponensis*, экспериментально доведен до взрослого состояния путем заражения бычков и сомов.

Взрослый, половозрелый паразит грушевидной формы. На уровне брюшной присоски тело червя явственно разделено на две части: переднюю, лежащую кпереди от брюшной присоски, узкую, коническую, с вершиной конуса у ротовой присоски, и заднюю, расширенную в виде диска неправильной формы. Передняя, узкая часть тела червя по длине равна или превышает заднюю, расширенную. Тело уплощено в дорзо-вентральном направлении. Кутикула гладкая. Длина червя 1,65 мм. Наибольшая ширина в задней, расширенной части тела паразита, 0,84 мм. Ротовая присоска округлой формы, размером 0,188 × 0,200 мм. Брюшная присоска также округлой формы, несколько крупнее ротовой, размером 0,24 × 0,25 мм; она расположена посередине между передним и задним концом тела червя. Пищевод трубковидный, изогнутый. Ветви кишечника простые, трубковидные, немного не доходят до заднего конца тела червя. Развилок кишечника находится вблизи ротовой присоски, далеко кпереди от брюшной присоски. Семенники неправильно-овальной формы, с небольшими лопастями, расположены кзади от брюшной присоски, желточников и яичника, между ветвями кишечника, наискось один впереди другого. Передний семенник лежит возле правой кишечной ветви, наискось против яичника; задний—позади яичника. Оба семенника небольшие, одинаковых размеров, 0,14—0,15 мм в диаметре. Мужской концевой половой аппарат представлен продолговатым семенным пузырьком, лежащим посредине между передним краем брюшной присоски и развилком кишечника. Половые отверстия расположены рядом с семенным пузырьком. Желточники неправильно-овальной формы, вытянуты в поперечном к продольной оси тела червя направлении; расположены между ветвями кишечника, яичником, передним семенником и задним краем брюшной присоски. Яичник треугольной формы, с небольшими лопастями, находится кзади от левого желточника; размер его 0,1×0,125 мм. Матка расположена кзади от брюшной присоски, между ветвями кишечника. Яйца удлиненно-овальной формы, размером 0,06—0,073×0,03—0,033 мм.

Цикл развития

Развитие паразита, начиная от яйца и до церкария, не изучено. Известна только личиночная стадия червя, найденная в гонадах креветки, в инцистированном состоянии. Циста, как сообщает Ямагути (1934), обладает тонкими, прозрачными стенками, сквозь которые хорошо виден паразит. Последний имеет также прозрачное тело, за исключением непрозрачного экскреторного пузыря. Извлеченный из цисты паразит имеет грушевидное тело. Кпереди от брюшной присоски тело червя сужено наподобие конуса с острием возле ротовой присоски. Кзади от брюшной присоски тело паразита расширено, неправильно-овальной формы. Тело



91

92

91. *Phyllodistomum* (*Catoptroides*) *linguale* Odhner, 1902 (по Однеру, 1902)
92. *Phyllodistomum* (*Catoptroides*) *macrobrachicola* Yamaguti, 1934 (по Ямагути, 1934)

червя уплощено в дорзо-вентральном направлении. Кутикула гладкая. Длина паразита 1,2—1,5 мм; наибольшая ширина в задней, расширенной части тела 0,55—0,58 мм. Ротовая присоска кругло-овальной формы, размером 0,15 × 0,11 мм. Брюшная присоска круглая, несколько крупнее ротовой, размером 0,175 мм в диаметре, расположена посередине между передним и задним концом тела червя. Пищевод трубковидный, довольно длинный, 0,11 мм длины. Ветви кишечника простые, трубковидные, немного не доходят до заднего конца тела паразита. Развилок кишечника расположен посередине между ротовой и брюшной присосками. Экскреторное отверстие расположено терминально в заднем конце тела паразита. Экскреторный пузырь длинный, трубковидный, S-образно изогнутый дважды. Семенники округлые, с небольшими лопастями, расположены кзади от брюшной присоски, желточников и яичника, между ветвями кишечника, наискось, один впереди другого; оба одинаковые, небольших размеров, 0,1 мм в диаметре. Семенной пузырек вытянутой овальной формы, находится посередине между передним краем брюшной присоски и развилком кишечника. Половые отверстия лежат также посередине между брюшной присоской и развилком кишечника. Желточники неправильно-овальной формы, расположены симметрично вблизи заднего края брюшной присоски между ветвями кишечника. Яичник круглый, цельнокрайный или слегка лопастной, лежит кзади от левого желточника и кпереди от заднего семенника. Размер яичника 0,07—0,08 мм в диаметре. Лауреров канал имеется. Матка не развита.

Ямагути заразил инцистированными личинками бычка (*Mogurnda obscura*) и сома (*Parasilurus asotus*). С помощью пипетки было введено большое количество инцистированных паразитов в желудок рыб, которые затем содержались в ванне с проточной водой. Через сутки было произведено вскрытие рыб. В желудке и начальном отделе кишечника были обнаружены активные паразиты, прикрепившиеся к слизистой. Через 3 дня паразиты продвинулись до заднего отдела кишечника. Ни одного паразита в желудке не осталось. На восьмые сутки после заражения все паразиты продвинулись до клоаки. Через 14 дней несколько паразитов проникли уже в мочевой пузырь сома, а спустя 23 дня — в мочевой пузырь бычка. Через 43 дня паразиты, находящиеся в мочевом пузыре бычка, начали продуцировать яйца. Данные этих опытов Ямагути заключает следующими словами: «через 78 дней после заражения в мочевом пузыре *Mogurnda obscura* были обнаружены зрелые паразиты, которые послужили для последующего описания». У данного вида, как это видно из описания и рисунков инцистированной формы червя в гонадах креветки и близкой к половозрелой особи из мочевого пузыря рыбы, изменения в строении паразита коснулись главным образом развивающейся матки и линь в очень незначительной степени остальных органов, а также формы и величины тела паразита.

Литература: Yamaguti, 1934, стр. 428—432; Bhalerao, 1937, стр. 107—109.

Phyllodistomum (*Catoptroides*) *massino* Pigulevsky, 1953[1]

(Рис. 93)

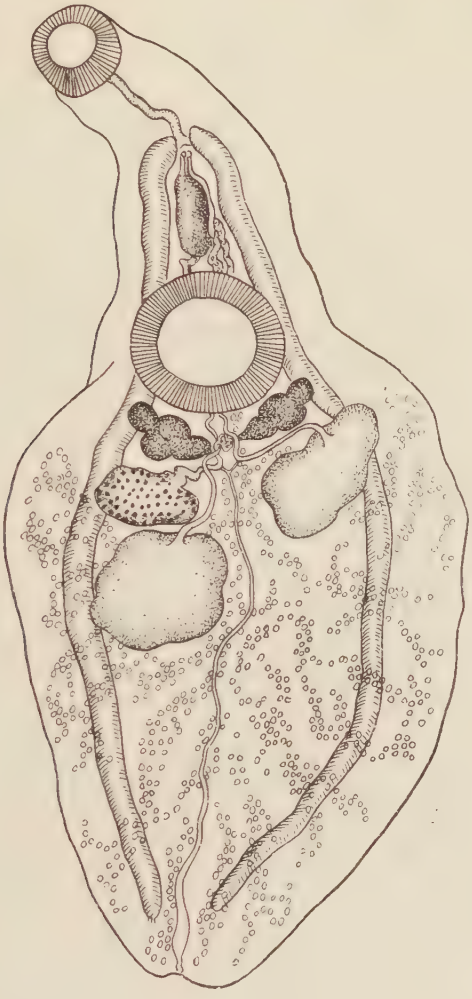
Хозяин: лещ (*Abramis brama* из сем. *Cyprinidae*).
Локализация: почки.
Место обнаружения: СССР (Ладожское озеро).

[1] Публикуется впервые.

Описание вида. Паразиты грушевидной формы. Кпереди от брюшной присоски тело вытянуто и сужено наподобие конуса. Кзади от брюшной присоски тело червя расширено, яйцевидной формы. При переходе от передней к задней части тело червя сильно расширяется, но затем, постепенно суживаясь, заостряется в заднем конце паразита. Тело червя уплощено в дорзо-вентральном направлении. Кутикула гладкая. Ротовая присоска округлой формы, размером 0,22 × 0,23 мм. Брюшная присоска овальная, расположена в передней половине тела червя, вдвое крупнее ротовой, размером 0,43 × 0,49 мм. Соотношение размеров ротовой и брюшной присосок как 1 : 2; 1 : 2,1. Пищевод тонкий, трубковидный, 0,19 мм длины. Ветви кишечника простые, трубковидные, слегка изогнутые, немного не доходят до заднего конца тела червя. Развилок кишечника находится ближе к ротовой, чем к брюшной присоске. Экскреторное отверстие расположено дорзально, в заднем конце тела червя. Экскреторный пузырь длинный, тонкий, трубковидный, слегка извитой, простирается кпереди до желточников. Яичник, желточники и семенники расположены вплотную друг к другу возле заднего края брюшной присоски, между ветвями кишечника, далеко от заднего конца тела червя. Семенники неправильно-овальной формы, лежат по диагонали один против другого.

Передний семенник находится на одном уровне с яичником, тотчас же позади желточника и частично налегает на кишечную ветвь. Задний семенник лежит тотчас же позади яичника, далеко кпереди от заднего конца тела червя; он так же, как и передний семенник, одним краем налегает на кишечную ветвь. Размер переднего семенника 0,24 × × 0,42 мм, заднего — 0,31×0,40 мм. От семенников отходят по одному vas efferens, которые сливаются на уровне присоски в общий проток — vas deferens, идущий кпереди от брюшной присоски. Половая бурса крупная, сильно вытянутая, занимает пространство от переднего края брюшной присоски до развилка кишечника. Половое отверстие находится тотчас же кзади от развилка кишечника. Яичник не совсем правильной овальной формы, зажат между желточником и задним семенником. Размер яичника 0,13×0,25 мм. Желточники крупные, гроздевидно-лопастные, расположены между задним краем брюшной присоски, яичником и передним семенником. Оба желточника более или менее одинаковой величины, 0,14 × 0,27 мм; превосходят по размерам яичник, но значительно меньше семенников. Лауреров канал имеется. Матка расположена кзади от брюшной присоски, между ветвями кишечника; но отдельные петли матки заходят также кнаружи от кишечных ветвей. Яйца многочисленные, овальные, размером 0,016—0,023 × × 0,029—0,033 мм.

Описанный вид был найден в количестве семи экземпляров, причем все найденные паразиты отличались характерным для данного вида компактным расположением яичника, желточников и семенников вблизи брюшной присоски, далеко кпереди от заднего конца тела червя, гроздевидным строением желточников, крупной длинной половой бурсой и брюшной присоской, вдвое крупнее ротовой. По характеру своего строения описанный вид может быть сравнен только с *Phyllodistomum* (*Catoptroides*) *spatula* (Odhner, 1902), *Ph.* (*Cat.*) *spatulaeforme* (Odhner, 1902), *Phyl.* (*Cat.*) *staffordi* Pearse, 1924, *Ph.* (*Cat.*) *lacustri* Loewen, 1929; но от всех вышеперечисленных видов описанный мной выше вид отличается брюшной присоской — вдвое крупнее ротовой, и крупной длинной половой бурсой.



93

93. *Phyllodistomum* (*Catoptroides*) *massino* Pigulevsky, 1953
(по Пигулевскому, 1953)

Новый вид я называю по имени проф. Б. Г. Массино — *Phyllodistomum* (*Catoptroides*) *massino*.

Phyllodistomym (*Catoptroides*) *mogurndae* Yamaguti, 1934

(Рис. 94)

Хозяин: бычок (*Mogurnda obscura* из сем. *Gobiidae*).
Локализация: мочевой пузырь.
Место обнаружения: Япония.

Описание вида (по Ямагути, 1934). Форма тела паразита грушевидная. Передняя часть тела червя, лежащая впереди от брюшной присоски, узкая, коническая, с ротовой присоской на вершине конуса. Задняя часть тела кзади от брюшной присоски расширенная. Тело уплощено в дорзо-вентральном направлении. Кутикула с небольшими складками. Длина паразита 2,825 мм; наибольшая ширина в задней, расширенной части тела червя 1,675 мм. Ротовая присоска кругло-овальной формы, размером 0,37×0,31 мм. Брюшная присоска также кругло-овальной формы, меньше ротовой, размером 0,23×0,25 мм. Пищевод трубковидный, длина его короче, чем диаметр ротовой присоски. Ветви кишечника простые, трубковидные, немного не доходят до заднего конца тела червя. Развилок кишечника почти посередине между ротовой и брюшной присосками. Экскреторное отверстие находится в заднем конце тела паразита. Экскреторный пузырь длинный, трубковидный, начинается возле лауреров канала. С каждой стороны (по бокам от брюшной присоски) в экскреторный пузырь впадает по одному выносящему сосуду. Семенники овальной формы, с небольшими лопастями, расположены между ветвями кишечника, кзади от брюшной присоски, наискось, один впереди другого. Передний семенник находится возле правой кишечной ветви, кзади от желточника, против яичника; задний семенник возле левой кишечной ветви, кзади от яичника. Оба семенника одинаковых размеров 0,25 мм в диаметре. Мужской концевой половой аппарат представлен семенным пузырьком размером 0,13 × 0,11 мм, находящимся между брюшной присоской и развилком кишечника. Половое отверстие находится неподалеку кзади от развилка кишечника. Желточники глубоколопастные, вытянутые в поперечном к длинной оси тела червя направлении, расположены между ветвями кишечника, недалеко от заднего края брюшной присоски впереди яичника и переднего семенника. Яичник трехлопастной, лежит между левым желточником и задним семенником. Размер яичника 0,25×0,28 мм. Лауреров канал имеется. Матка расположена кзади от брюшной присоски; ее многочисленные петли залегают между ветвями кишечника и кнаружи от кишечных стволов. Яйца размером 0,042—0,048 × 0,03—0,037 мм.

Этот вид, помимо общего дефинитивного хозяина, имеет и некоторые общие черты с другим видом, описанным Ямагути,— *Ph. macrobrachicola*. Однако от последнего *Ph. mogurndae* отличается обратным соотношением размеров присосок, а также яичника и семенников. В то время как у *Ph. macrobrachicola* ротовая присоска равна или несколько меньше брюшной и яичник меньше семенников, у *Ph. mogurndae* ротовая присоска больше брюшной и яичник крупнее семенников.

Литература: Yamaguti, 1934, стр. 425—428; Bhalerao, 1937, стр. 107—109.

Phyllodistomum (*Catoptroides*) *parasiluri* Yamaguti, 1934

(Рис. 95)

Хозяин: сом (*Parasilurus asotus* из сем. *Siluridae*).

Локализация: мочевой пузырь.

Место обнаружения: Япония.

Описание вида (по Ямагути, 1934). Форма тела паразита удлиненно-овальная с сильно вытянутым и суженным передним концом, на котором помещается ротовая присоска. Тело червя уплощено в дорзовентральном направлении. Кутикула гладкая. Длина паразита 2,44 мм; наибольшая ширина в задней, расширенной части тела трематоды 0,81 мм. Ротовая присоска округлой формы, 0,13—0,22 мм, в среднем 0,175 мм в диаметре. Брюшная присоска также округлой формы, крупнее ротовой, размером 0,19—0,33 мм, в среднем 0,275 мм в диаметре. Пищевод трубковидный, по длине равен диаметру ротовой присоски. Ветви кишечника простые, трубковидные, слепо заканчиваются вблизи заднего конца тела паразита. Развилок кишечника расположен ближе к ротовой, чем к брюшной присоске. Экскреторное отверстие расположено терминально в заднем конце тела паразита. Трубковидный экскреторный пузырь начинается вблизи лауреров канала. Семенники фестончато-лопастные, расположены ближе к заднему концу тела, между ветвями кишечника, наискось, один впереди другого. Передний семенник лежит возле правой кишечной ветви, кзади от желточника, против яичника. Задний находится возле левой кишечной ветви, кзади от яичника. Оба семенника крупные, но неодинаковых размеров. Размер переднего, меньшего семенника 0,48 × 0,29 мм, заднего, большего—0,61×0,34 мм. Мужской концевой половой аппарат представлен семенным пузырьком, лежащим значительно ближе к брюшной присоске, чем к развилку кишечника. Половое отверстие находится посередине между передним краем брюшной присоски и развилком кишечника.

Желточники неправильно-овальной формы, лопастные, расположены между ветвями кишечника, задним краем брюшной присоски, передним краем яичника и переднего семенника. Размер желточников 0,16×0,1 мм. Яичник глубоколопастной, расположен между левым желточником и задним семенником. Размер яичника 0,275 × 0,188 мм. Лауреров канал имеется. Матка находится кзади от брюшной присоски между ветвями кишечника и кнаружи от них. Яйца овальные, размером 0,035—0,05× ×0,02 — 0,03 мм.

Литература: Yamaguti, 1934, стр. 423—425; Bhalerao, 1937, стр. 107—109.

Phyllodistomum (*Catoptroides*) *patellare* (Sturges, 1897)

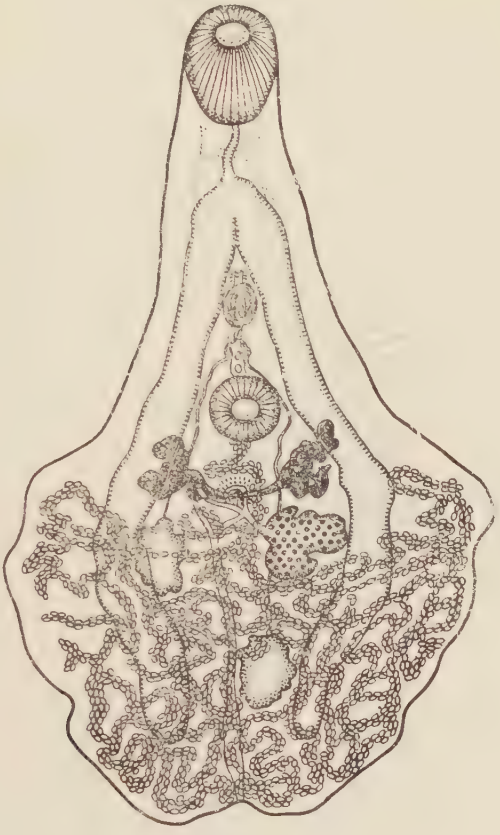
Синонимы: *Distomum patellare* Sturges, 1897; *Phyllodistomum patellare* (Sturges, 1897) Looss, 1901; *Phyllodistomum entercolpium* Holl 1930

(Рис. 96)

Хозяин: хвостатая амфибия (*Diemictylus pyrrhogaster* из сем. *Salamandridae*).

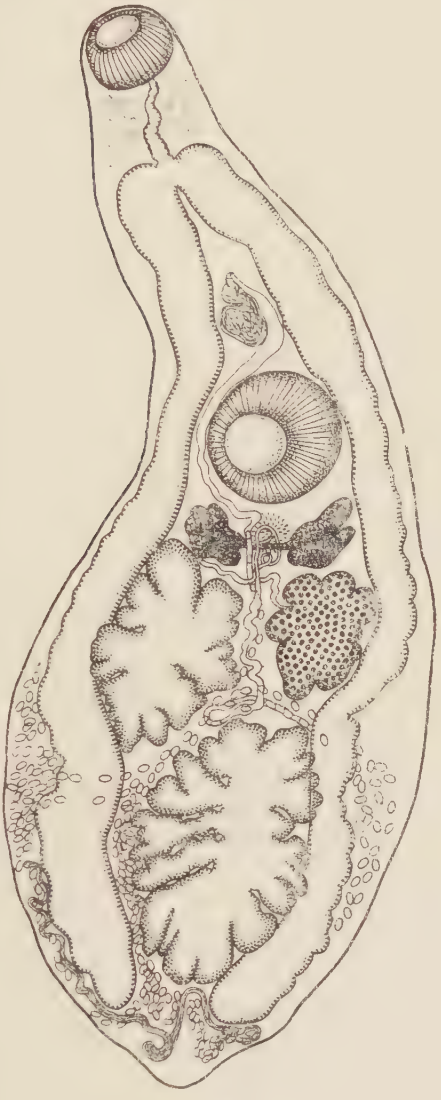
Локализация: мочевой пузырь.

Место обнаружения: Япония (Токио).



94

94. *Phyllodistomum (Catoptroides) mogurndae* Yamaguti, 1934
(по Ямагути, 1934)



95

95. *Phyllodistomum* (*Catoptroides*) *parasiluri* Yamaguti, 1934
(по Ямагути, 1934)

Историческая справка. Свыше пятидесяти лет назад Сторгс (Sturges, 1897) обнаружил в мочевом пузыре хвостатой амфибии *Diemictylus pyrrhogaster* новый вид трематоды, который назвал *Distomum patellare*. Четырьмя годами позже Лоосс (1901) при ревизии червей семейства *Gorgoderidae* отнес вид Сторгс к роду *Phyllodistomum*. Наконец, Холл (1930) нашел в мочевом пузыре *Diemictylus pyrrhogaster* паразита, признанного им за новый вид и названный *Phyllodistomum entercolpium*. Льюис (1935), подвергнув ревизии червей рода *Phyllodistomum*, наряду с сторгсовским видом, признал и вид Холла. Но уже в следующем году Ямагути (1936) при обнаружении *Phyllodistomum patellare* у *Diemictylus pyrrhogaster* сравнил свои данные с рисунками и описанием видов у Сторгса и Холла и пришел к выводу, что как найденный им паразит, так и вид, описанный Холлом, принадлежат к одному и тому же виду, ранее описанному Сторгсом. Поэтому Ямагути предлагает вид Холла *Phyllodistomum entercolpium* считать синонимом ранее описанного Сторгсом вида *Phyllodistomum patellare*. Такой же точки зрения придерживается и Балерао (1937). При сравнении данных Сторгса, Холла и Ямагути видно, что дефинитивным хозяином паразита во всех трех случаях оказался один и тот же вид хвостатой амфибии; паразит обнаружен только в Японии. Форма тела червя, характер строения и расположения присосок, пищеварительного тракта и половых органов трематоды во всех трех случаях находок весьма сходны. Поэтому *Phyllodistomum entercolpium* является синонимом *Phyllodistomum patellare*.

Описание вида. Форма тела паразита грушевидная. Кпереди от брюшной присоски тело червя сужено, конической формы, с ротовой присоской на вершине конуса. Кзади от брюшной присоски тело червя расширено, дисковидной формы. Тело уплощено в дорзо-вентральном направлении. Кутикула гладкая. Длина паразита от 2,5—3,2 мм (Ямагути, 1936) до 4,29 мм (Холл, 1930)—4,5 мм (Сторгс, 1897). Наибольшая ширина в задней дисковидной части тела червя от 1,3—1,92 мм (Ямагути) до 2,89 мм (Холл)—3 мм (Сторгс). Длина передней, узкой части тела 1,7 мм. Ширина передней, узкой части вблизи брюшной присоски 1,04 мм (Холл). Обе присоски круглые, незначительно отличаются по величине друг от друга. Диаметр ротовой присоски, по Ямагути — 0,43—0,5 мм, по Сторгсу — 0,5 мм, по Холлу — 0,529 мм. Диаметр брюшной присоски, по Ямагути — 0,46—0,6 мм, по Сторгсу — 0,65 мм, по Холлу — 0,529 мм. Соотношение размеров ротовой и брюшной присосок, как 1 : 1,23 (Холл). Пищевод трубковидный, по данным Холла, 0,172 мм длины. Ветви кишечника трубковидные, слегка извитые, с небольшими дивертикулообразными выступами, по измерениям Холла, 0,35 мм в диаметре поперечного сечения вблизи задних слепых концов. Кишечные стволы длинные, немного не доходят до заднего конца тела паразита. Развилок кишечника находится много ближе к ротовой, чем к брюшной, присоске.

Желточники, яичник и семенники расположены компактно вблизи заднего края брюшной присоски. Семенники фестончато-лопастные, расположены между ветвями кишечника, наискось, один впереди другого. Передний семенник лежит сбоку от желточника против яичника; его размер, по данным Ямагути, 0,46—0,56×0,28—0,48 мм, по данным Холла — 0,415×0,299 мм. Задний семенник находится кзади от яичника, по величине несколько крупнее, чем передний семенник. Размеры заднего семенника, согласно данным Ямагути, 0,52—0,63×0,35 — 0,48 мм, а согласно данным Холла — 0,429×0,415 мм. Мужской концевой половой

аппарат представлен, согласно данным Холла, половой бурсой, расположенной между передним краем брюшной присоски и развилком кишечника. Половое отверстие находится посередине между брюшной присоской и развилком кишечника. Половое отверстие, судя по рисунку Сторгса, лежит тотчас же кзади от развилка кишечника. Желточники овальные, бобовидной формы или лопастные, расположены у заднего края брюшной присоски, между ветвями кишечника, впереди и несколько сбоку от яичника и переднего семенника. Длинная ось желточников лежит под небольшим углом к длинной оси тела червя. Яичник трех-четырехлопастной, находится сбоку и кзади от правого желточника, против переднего семенника и кпереди от заднего семенника. Размер яичника, по данным Холла, 0,515×0,472 мм, а по измерениям Ямагути — 0,23—0,38×0,23—0,33 мм.

Матка расположена кзади от брюшной присоски, в дисковидной части тела червя. Ее многочисленные петли лежат как между кишечными ветвями, так и кнаружи от них. Яйца овальные, размер их, по данным Сторгса, 0,025×0,017 мм, по данным Холла — 0,039 × 0,025 мм, а по исследованиям Ямагути — 0,027—0,033 × 0,018—0,033 мм.

Литература: Sturges, 1897, стр. 57—69; Looss, 1901, стр. 202—207; Holl, 1930, стр. 449—452; Yamaguti, 1936, стр. 565—566.

Phyllodistomum (*Catoptroides*) *pawlovskii* (Zmeev, 1936)

Синоним: *Vitellarinus pawlovskii* Zmeev, 1936

(Рис. 97, 98 и 99)

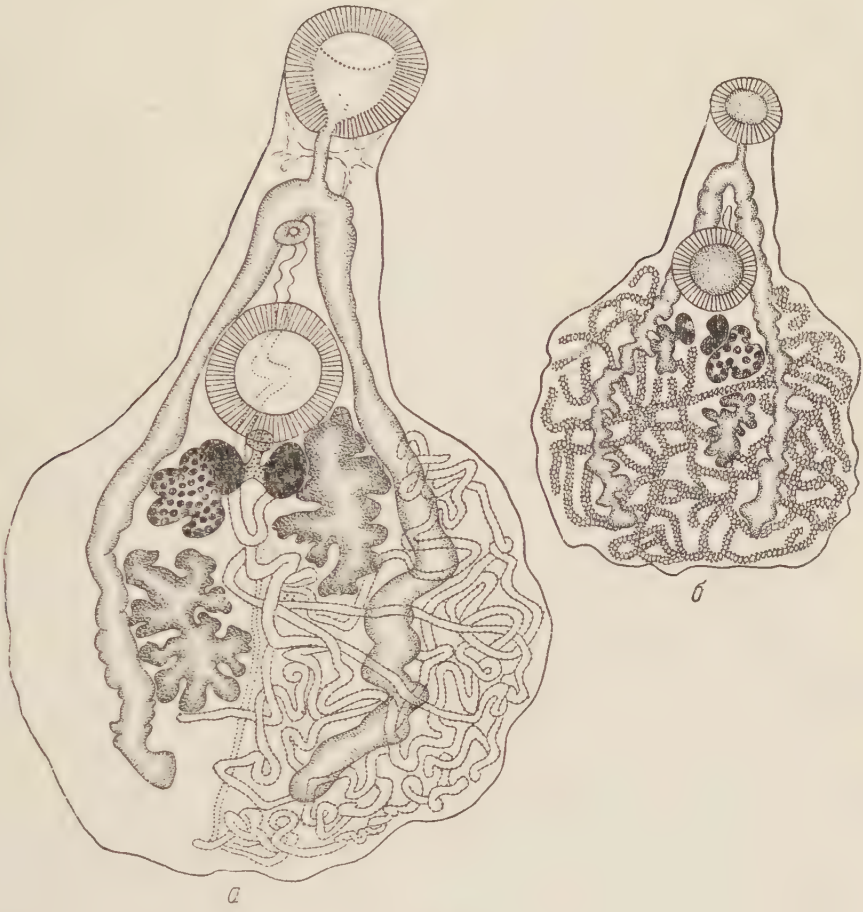
Хозяева: южные сомы (*Liocassis ussuriensis*, *L. brashnikowi*, *Pseudobagrus fulvidraco* из сем. *Bagridae*), конек (*Hemibarbus labeo* из сем. *Cyprinidae*).

Локализация: мочевой пузырь.

Место обнаружения: СССР (бассейн р. Амура в районе Биро-Биджана и сел. Жеребцово, а также озера Орель-Чля, Болонь, Удыль и Петропавловское).

Историческая справка. При изучении паразитофауны рыб Амура Змеев (1936) обнаружил в мочевом пузыре сома трематоду, которую отнес к новому роду и виду горгодерид.

Основанием для выделения его вида в новый род послужило ветвистое строение желточников. Новому роду и виду Змеев присвоил наименование *Vittellarinus pawlovskii*, полагая, что его новый вид и род «отличается от прочих видов семейства *Gorgoderidae* формой желточников» (Змеев, 1936). Однако ветвистые желточники наблюдаются не только у многих видов подсемейства *Anaporrhutinae* Looss, 1901, но также и у видов подсемейства *Phyllodistomatinae* Pigulevsky, 1952 и в частности у рода *Phyllodistomum* Braun, 1899. Поэтому род *Vitellarinus* Zmeev, 1936 был сведен к синониму рода *Phyllodistomum* Braun, 1899. Но так как род *Phyllodistomum* Braun, 1899, в свою очередь, мной был разделен на четыре подрода, из коих подрод *Catoptroides* (Odhner, 1902) объединял виды трематод с гроздевидными и ветвистыми желточниками, вид Змеева (1936) я отнес к роду *Phyllodistomum* Braun, 1899 и подроду *Catoptroides* (Odhner, 1902). Змеев (1936) описал только половозрелую форму *Ph.* (*Cat.*) *pawlovskii* от двух видов сомов: *Liocassis ussuriensis* — три раза в количестве 5—6 экземпляров и *Liocassis brashnikowi* — один раз в количестве одного экземпляра из низовий р. Амура. В последнее же время



96

96. *Phyllodistomum* (*Catoptroides*) *patellare* (Sturgis, 1897)
а — по Сторгсу, 1897; *б* — по Холлу, 1930

Ахмеровым *Ph.* (*Cat.*) *pavlovskii* (Zmeev, 1936) был найден еще у двух новых хозяев — конька и косатки в бассейне р. Амура. Ахмеров обнаружил этот вид у конька один раз в оз. Орель-Чля, у косатки (*Pseudobagrus fulvidraco*) оз. Болонь и оз. Удыль 10 раз, у *Liocassis ussuriensis* в оз. Петропавловское один раз и в русле Амура возле селения Жеребцово один раз, у *Liocassis brashnikowi* в оз. Орель-Чля один раз. Интенсивность заражения составляла от 2 до 28 паразитов у одного хозяина. Таким образом, за исключением конька, принадлежащего к карповым рыбам, все остальные находки этого вида были сделаны у сомов. Судя по частоте находок, по всей видимости, сом является обычным хозяином для *Ph.* (*Cat.*) *pavlovskii* (Zmeev, 1936), тогда как конек, вероятно, случайный хозяин.

Особый интерес представляет маритогония данного вида и сравнение молодой формы паразита *Ph.* (*Cat.*) *pavlovskii* (Zmeev, 1936) с другим видом филлодистом, также имеющим ветвистые желточники,— *Ph.* (*Cat.*) *acceptum* Loess, 1901. Это сравнение показало, что на ранних стадиях маритогонии оба вида походят друг на друга.

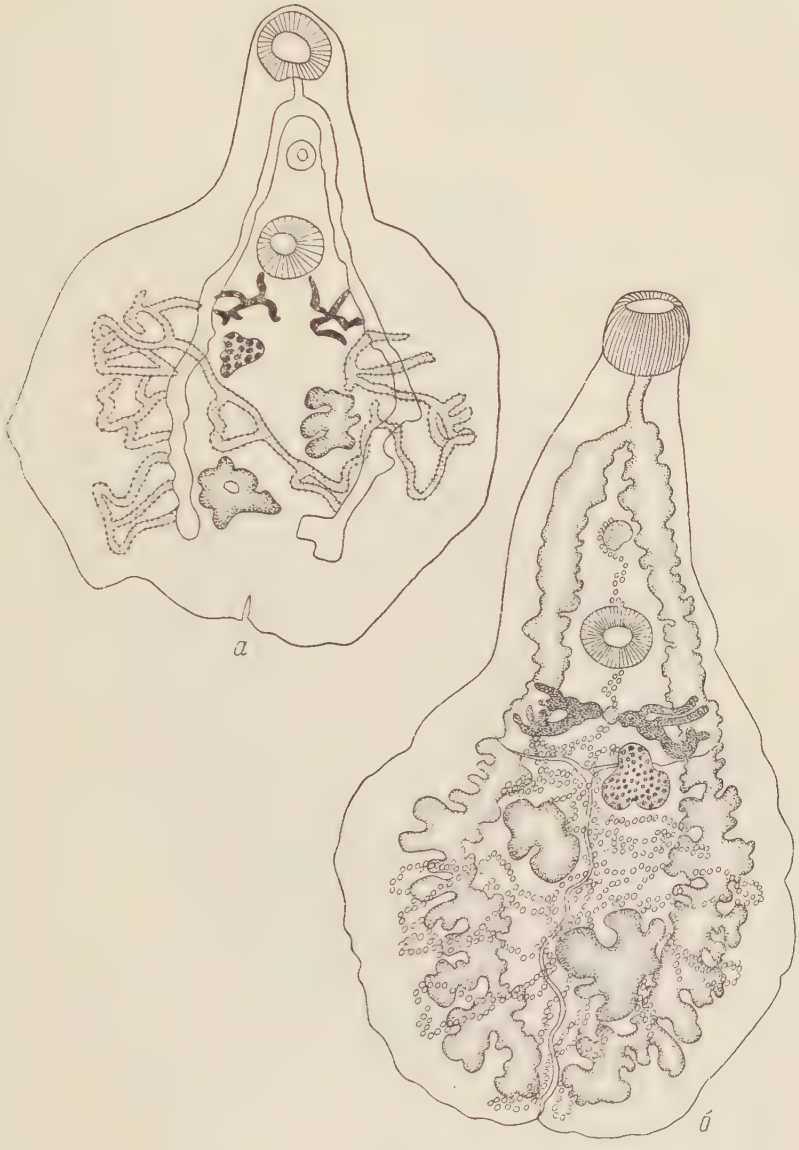
Описание вида. Форма тела паразита грушевидная. Кпереди от брюшной присоски тело червя сужено и вытянуто наподобие конуса. Кзади от брюшной присоски тело сильно расширено, овально-дисковидной формы. Тело паразита уплощено в дорзо-вентральном направлении. Кутикула гладкая. Длина червя от 3,32 мм до 5,83 мм, по моим измерениям. Змеев (1936) указывает меньшие размеры — от 2,8 мм до 5 мм. Наибольшая ширина на уровне переднего семенника, по Змееву — около 0,80 мм, по моим измерениям—1,36—3,81 мм. Ротовая присоска круглая или овальная, по данным Змеева — 0,38—0,49 мм в диаметре; по моим измерениям — 0,38—0,60×0,42—0,62 мм. Брюшная присоска также круглая или овальная, меньше ротовой, расположена на границе между передней, узкой, и задней, дисковидной, частями тела червя. Размер брюшной присоски, по измерениям Змеева — 0,24—0,38 мм в диаметре, по моим измерениям—0,27—0,42×0,28—0,44 мм. Соотношение размеров ротовой и брюшной присосок, как 1,4 : 1; 1,5 : 1. Пищевод толстый, прямой или слегка извитой, 0,21—0,38 мм длины. Ветви кишечника толстые, извитые, с крупными боковыми дивертикулообразными выпячиваниями в виде фестончатого строения листа дуба. До заднего конца тела червя кишечные ветви немного не доходят. Развилок кишечника расположен значительно ближе к ротовой, чем к брюшной, присоске. Экскреторное отверстие расположено дорзально, в заднем конце тела паразита. Экскреторный пузырь длинный, трубковидный, сильно извитой, доходит до желточников; возле заднего конца тела паразита экскреторный пузырь несколько расширяется, образуя небольшое или довольно значительное ампуловидное вздутие, лежащее на расстоянии 0,01 мм от экскреторного отверстия. Яичник, желточники и семенники расположены позади брюшной присоски, между ветвями кишечника, сравнительно далеко друг от друга. Семенники крупные, фестончато-лопастные, лежат по диагонали один позади другого. Передний семенник расположен далеко кзади от желточника и наискось позади яичника. Задний семенник находится далеко кзади от яичника и сравнительно далеко кпереди от заднего конца тела червя. Задний семенник крупнее переднего, и оба семенника крупнее яичника. Размер переднего семенника, по моим измерениям, составляет 0,18—0,64×0,28—0,72 мм, заднего 0,19—0,72×0,27—0,74 мм (Змеев не приводит размеры семенников). От семенников отходят сильно извитые правый и левый vas efferens,

сливающиеся на уровне брюшной присоски в непарный vas deferens, формирующий круглый, небольших размеров, семенной пузырек. Простатическая часть развита слабо. Половое отверстие находится посередине между ротовой и брюшной присоской, как сообщает Змеев, или недалеко кзади от развилка кишечника. Яичник лопастной, расположен довольно близко позади желточника и далеко кпереди от заднего семенника. Размер яичника 0,16—0,34×0,25—0,44 мм (размеры яичника Змеев не приводит). Желточники парные, ветвистые, расположены на некотором расстоянии кзади от заднего края брюшной присоски. Строение желточников Змеев описывает следующим образом. «Желточники ясно выраженные, ветвистые, состоят по большей части из четырех главных довольно длинных, узких, хорошо выраженных ветвей» (Змеев, 1936). Согласно моим исследованиям многих препаратов, желточники состоят большей частью из двух основных, довольно толстых с небольшими отростками, ветвей. По характеру строения желточники *Ph.* (*Cat.*) *pawlovskii* (Zmeev, 1936) очень немного отличаются от *Ph.* (*Cat.*) *acceptum* Looss, 1901, лишь несколько большей длиной боковых ветвей. Размеры желточников, по моим измерениям, 0,34—0,58 мм длины и 0,08—0,18 мм ширины. Длина отдельных ветвей желточников в среднем 0,02—0,38 мм (размеры желточников Змеев не приводит).

Тельце Мелиса небольших размеров, круглой формы, расположено посередине или несколько кзади от желточников. Матка находится позади брюшной присоски; ее толстые и повсюду одинаковые петли лежат между ветвями и кнаружи от ветвей кишечника. Яйца овальные, размером 0,016—0,019 × 0,029—0,033 мм.

Маритогония. Спорогония этого вида не изучена. Промежуточный хозяин неизвестен. Развитие паразита в теле дефинитивного хозяина изучено мной по многочисленным находкам молодых форм паразитов А. Х. Ахмеровым. На основании проведенного мной изучения маритогонии у других видов филлодистом эти молодые формы *Ph.* (*Cat.*) *pawlovskii* могут быть связаны с определенными этапами развития близких к нему филлодистоматин.

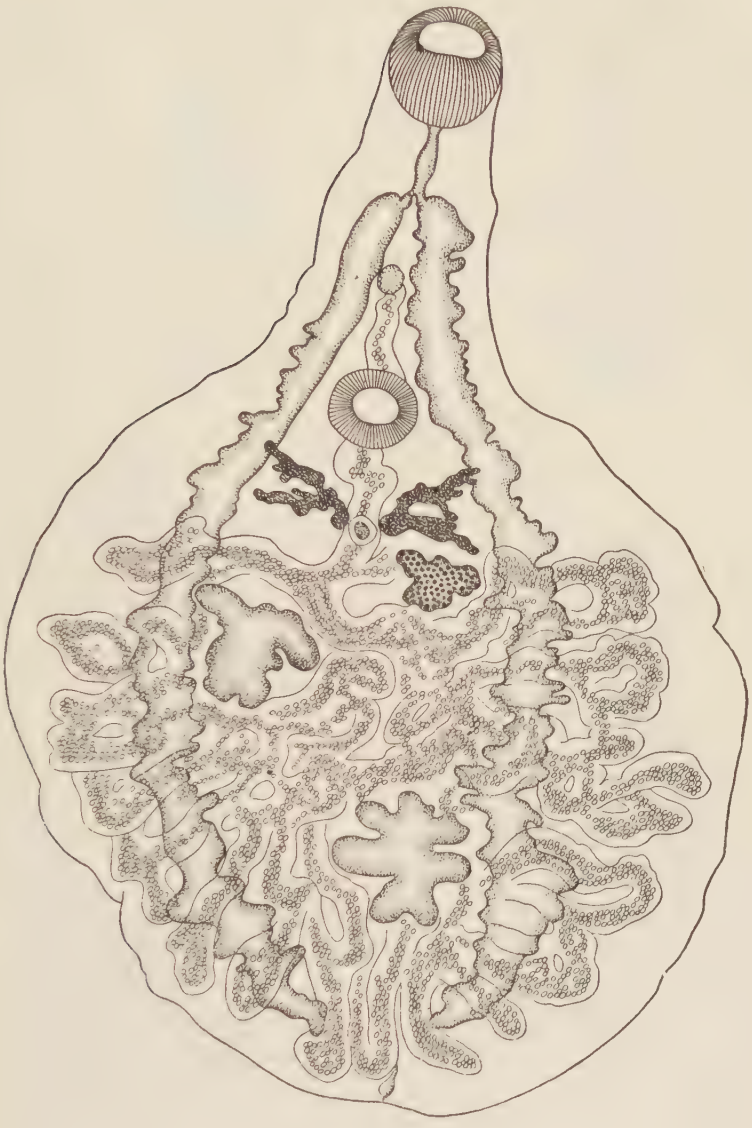
Самая молодая форма *Ph.* (*Cat.*) *pawlovskii* (Zmeev, 1936) была обнаружена в мочевом пузыре *Liocassis brashnikowi*. Форма тела этого паразита грушевидная. Кпереди от брюшной присоски тело червя сужено и вытянуто наподобие конуса. Кзади от брюшной присоски тело расширено, овально-яйцевидной формы. Кутикула гладкая. Длина паразита 1,89 мм; наибольшая ширина 0,92 мм. Ротовая присоска овальная, размером 0,22 × 0,24 мм. Брюшная присоска, расположенная посередине между передним и задним концами тела червя, также овальная, меньше ротовой, размером 0,18 × 0,20 мм. Соотношение размеров ротовой и брюшной присосок, как 1,2 : 1. Пищевод короткий, толстый, 0,19 мм длины. Ветви кишечника очень толстые, достигают 0,26 мм в диаметре, с небольшими боковыми дивертикулообразными выпячиваниями. Кишечные стволы доходят до заднего конца тела паразита и слегка изгибаются слепыми концами навстречу друг другу. Яичник, желточники и семенники с неясно очерченными контурами, состоят из группы крупных клеток. Семенники мелкие, лежат наискось один позади другого, довольно близко от брюшной присоски, вплотную к стволам кишечника. Передний семенник расположен на расстоянии 0,15 мм кзади от брюшной присоски. Задний семенник находится посередине между брюшной присоской и задним концом тела червя. Оба семенника одинаковых размеров, 0,08 × 0,09 мм. Яичник тесно соприкасается с желточниками, размером 0,07 × 0,08 мм. Желточ-



97

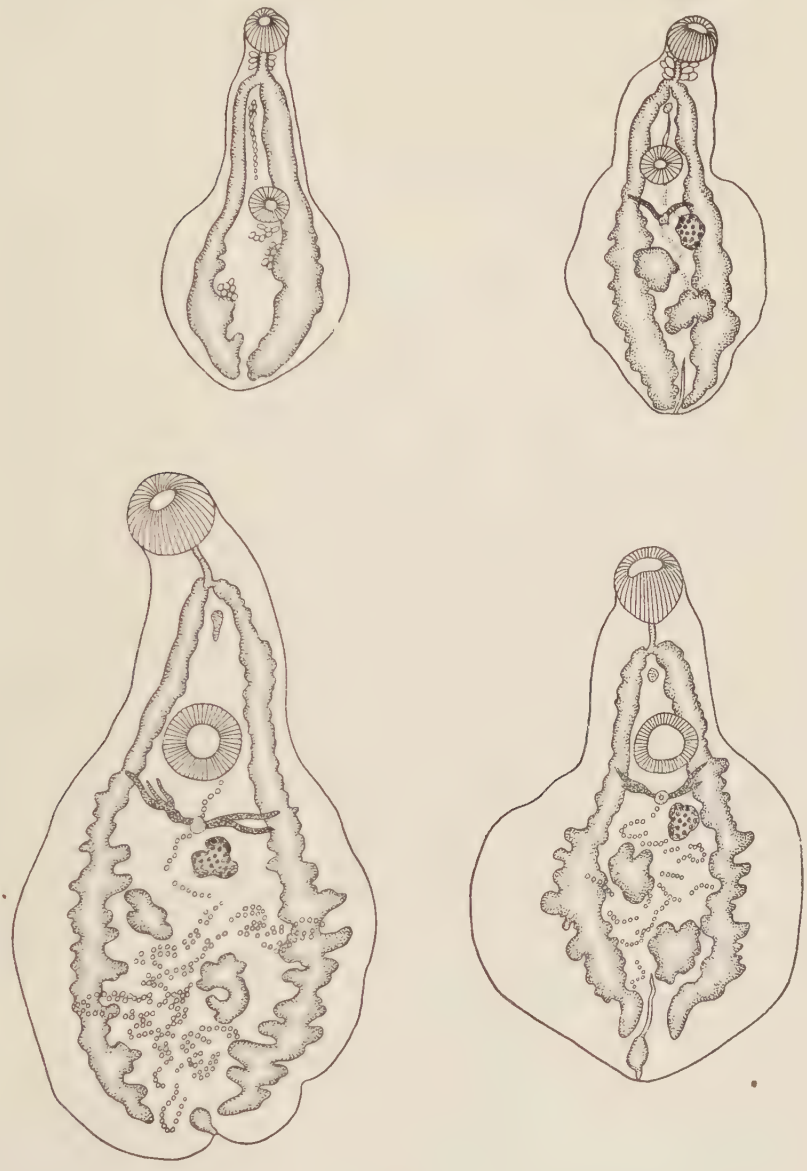
97. *Phyllodistomum* (*Catoptroides*) *pawlovskii* (Zmeev, 1936)

а — по Змееву, 1936; *б* — по Пигулевскому, 1953



98

98. *Phyllodistomum* (*Catoptroides*) *pawlovskii* (Zmeev, 1936)
(по Пигулевскому, 1953)



99

99. *Phyllodistomum* (*Catoptroides*) *pawlovskii* (Zmeev, 1936)
(по Пигулевскому, 1953)
Маритогония

ники не разделены и представляют собой группу клеток, вытянутых вдоль заднего края брюшной присоски. Размер желточников 0,02 × 0,04 мм. Матка не развита. Возле пищевода имеются остатки стилетовых желез.

У другого молодого паразита, почти таких же размеров, 1,90 мм длины и 0,98—0,1 мм ширины, яичник, желточники и семенники имели уже хорошо очерченные контуры и начальный отрезок нисходящей петли матки.

Привожу краткую характеристику этого паразита. Форма тела грушевидная. Кутикула гладкая. Ротовая присоска круглая, 0,23 мм в диаметре. Брюшная присоска овальная, расположена в передней половине тела червя, размером 0,19 × 0,21 мм. Пищевод короткий, 0,14 мм длины. Ветви кишечника толстые, доходят до заднего конца тела паразита. Семенники лопастные, лежат по диагонали один позади другого. Размеры переднего семенника 0,17 × 0,18 мм, заднего — 0,16 × 0,21 мм. Яичник слаболопастной, размером 0,14 × 0,18 мм. Желточники в виде изогнутых тонких веток, напоминают рисунок летящей птицы, размером 0,02 × × 0,10 мм. Имеется небольшой отрезок нисходящей петли матки.

У паразита, 2.3 мм длины и 1,43 мм ширины, форма тела грушевидная, задняя часть тела дисковидная. Ротовая присоска овальная, размером 0,32 × 0,34 мм. Брюшная присоска также овальная, 0,24 × 0,29 мм. Пищевод 0,16 мм длины. Ветви кишечника с большими боковыми дивертикулообразными выростами; до заднего конца тела червя кишечные стволы немного не доходят. Развилок кишечника находится значительно ближе к ротовой, чем к брюшной, присоске. Семенники лопастные, расположены по диагонали один позади другого. Передний семенник лежит на некотором расстоянии кзади от желточника и наискось и несколько кзади от яичника. Задний семенник находится на некотором расстоянии кзади от яичника. Размер переднего семенника 0,22 × 0,24 мм, заднего — 0,23 × 0,27 мм. Яичник слаболопастной, расположен кзади от желточника; размер яичника 0,14 × 0,18 мм. Желточники ветвистые, их ветви тонкие и сравнительно длинные, размером 0,9 × × 0,16 мм. Немногочисленные петли матки расположены между ветвями кишечника. Для сравнения этой молодой формы *Ph.* (*Cat.*) *pawlovskii* (Zmeev, 1936), с такой же молодой формой *Ph.* (*Cat.*) *acceptum* Looss, 1901, ниже приведена таблица, дающая представление о сходстве того и другого вида.

	Ph. (Cat.) acceptum	*Ph. (Cat.) pawlovskii*
	(размеры в миллиметрах)	
Длина паразита	2,27	2,38
Ширина паразита	1,4	1,43
Размер ротовой присоски	0,22×0,24	0,32×0,34
Размер брюшной присоски	0,24×0,28	0,24×0,29
Длина пищевода	0,2	0,16
Строение кишечника	Толстые с боковыми дивертикулообразными выпячиваниями	Толстые с боковыми дивертикулообразными выпячиваниями
Размер переднего семенника	0,21×0,25	0,22×0,24
Размер заднего семенника	0,24×0,28	0,23×0,27
Размер яичника	0,15×0,17	0,14×0,18
Строение желточников	Тонкие, длинные, ветвистые	Тонкие, длинные, ветвистые
Размер желточников	0,11×0,15	0,09×0,16

Из приведенной таблицы видно, что оба вида отличаются только соотношением размеров присосок.

Дальнейшее развитие *Ph.* (*Cat.*) *pavlovskii* (Zmeev, 1936) в теле дефинитивного хозяина происходит за счет увеличения задней дисковидной части тела, где находятся растущие половые железы и матка.

У паразита 3,69 мм длины и 1,71 мм ширины ротовая присоска круглая, 0,39 мм в диаметре; брюшная также круглая или овальная, 0,33 мм в диаметре. Пищевод 0,14 мм длины. Ветви кишечника с крупными боковыми дивертикулообразными выпячиваниями. Семенники лопастные; передний семенник размером 0,19 × 0,21 мм, задний — 0,23 × 0,29 мм. Яичник лопастной, размером 0,19 × 0,22 мм. Желточники ветвистые, 0,09—0,11 мм ширины и 0,27 мм длины.

При изучении препаратов мной было обращено внимание на несколько трематод крупных размеров, до 5,5 мм и несколько крупнее, с совершенно опорожненной маткой и лизисом семенников, яичника, а также отчасти желточников. У некоторых из этих трематод отмечалась также и дегенерация с последующим распадом паренхимы, образующим дефекты в периферических участках тела паразита. Для иллюстрации приведу описание одного из таких паразитов.

Длина паразита 5,42 мм; наибольшая ширина 2,52 мм. Ротовая присоска овальной формы, размером 0,54 × 0,61 мм. Брюшная присоска размером 0,49 × 0,51 мм. Мускулатура обеих присосок развита нормально. Пищевод толстый, 0,38 мм длины. Ветви кишечника с крупными боковыми дивертикулообразными выпячиваниями. Экскреторный пузырь с очень большим расширением вблизи заднего конца тела червя. Семенники очень крупные, фестончато-лопастные. Клеточная структура сохранилась ближе к периферии семенников; наоборот, к центру тела семенников границы клеток совершенно отсутствуют, ядер нет. По направлению от периферии к центру семенников увеличивается количество клеток, в протоплазме которых отмечается значительное количество вакуоль. Центральная часть тела семенников гомогенна, с очень крупными пустотами. Такое же строение и яичника. В результате подобной структуры яичник и семенники слабо и однотонно прокрашиваются и оказываются плохо различимыми. Структура желточников сохраняется лучше, но и у них отмечается много вакуолизированных клеток. Петли матки, вернее, их стенки, сильно растянуты и совершенно свободны от яиц. В паренхиме червя, ближе к боковым поверхностям его, отмечается такой же цитолитический процесс с образованием дефектов тканей, нередко весьма крупных.

Описанная выше структура паразита является, повидимому, результатом прекращения половой деятельности половых желез с последующим их увяданием, выражающимся в лизисе. Вслед за этим происходит и полное опорожнение матки, а затем, повидимому, и гибель самого паразита. На подобное явление «старения» паразита обратил внимание еще Вальтер (Walter, 1894) у *Deuterobaris proteus* (Brandes, 1891) — паразита морской черепахи. У этого паразита Вальтер наблюдал дегенерацию семенников и яичника и распад паренхимы. Несколько позже Офенгейм (Ofenheim, 1900) описал подобную же картину у *Anaporrhutum albidum* Ofenheim, 1900 — паразита ската. Однако Лоосс (1894) высказал мнение, что Вальтер принял молодых паразитов с недоразвитыми половыми органами за состарившихся. В соответствии с моими наблюдениями над крупными по размеру паразитами, которых никак нельзя причислить к молодым, равно как и по сильно развитой, но свободной от яиц матке, не-

обходимо признать, что выводы Вальтера и Офенгейма были совершенно правильны.

Помимо только что описанного явления дегенеративного характера у *Ph.* (*Cat.*) *pavlovskii* (Zmeev, 1936), мне еще пришлось наблюдать несколько случаев, повидимому, индивидуальной изменчивости в форме тела и отчасти строения желточников и присосок у этих червей. Так, например, у паразитов длиной в 3—4 мм, найденных у *Liocassis brashnikowi*, форма тела в задней его части оказывалась более узкой, а желточные ветви более тонкими, чего не наблюдалось у паразитов такой же величины в 3—4 мм от *Liocassis ussuriensis* и *Pseudobagrus fulvidraco*.

Литература: Walter, 1894, стр. 197; Looss, 1894, стр. 620—630; Ofenheim, 1900, стр. 167; Змеев, 1936, стр. 423—426; Ахмеров, 1941.

Phyllodistomum (*Catoptroides*) *petruschewskii* Pigulevsky, 1953[1]

(Рис. 100)

Хозяин: сом (*Silurus glanis* из сем. *Siluridae*).

Локализация: мочевой пузырь.

Место обнаружения: Европа (Южный Буг).

Описание вида. Форма тела паразита грушевидно-ромбическая. Кпереди от брюшной присоски тело червя более узкое, кзади от этой присоски — расширенное; к заднему концу снова суживается. Тело червя уплощено в дорзо-вентральном направлении. Кутикула гладкая. Длина паразита — до 4,32 мм; наибольшая ширина на уровне переднего края заднего семенника — до 1,8 мм. Ротовая присоска овальная, размером 0,34 × 0,40 мм. Брюшная присоска также овальная, значительно крупнее ротовой, размером 0,64 × 0,68 мм. Соотношение размеров ротовой и брюшной присосок, как 1 : 1,8. Пищевод толстый, короткий, 0,14 мм длины. Ветви кишечника толстые с небольшими боковыми дивертикулообразными выступами. До заднего конца тела червя кишечные ветви немного не доходят. Развилок кишечника находится вблизи ротовой присоски. Экскреторное отверстие расположено в заднем конце тела паразита. Экскреторный пузырь длинный, трубковидный, с довольно значительным расширением вблизи заднего конца тела паразита. Яичник, желточники и семенники расположены позади брюшной присоски, между ветвями кишечника, далеко от заднего конца тела паразита. Семенники крупные, сильно вытянутые по длинной оси тела червя, лопастные, расположены по диагонали, один позади другого. Передний семенник лежит на одном уровне с яичником, тотчас же позади правого желточника. Задний семенник находится довольно далеко кзади от яичника и далеко кпереди от заднего конца тела червя. Размер переднего семенника 0,34 × × 0,64 мм, заднего — 0,34 × 0,82 мм. Семенной пузырек крупный, расположен кзади от развилка кишечника. Половое отверстие находится тотчас же позади развилка кишечника. Яичник мелкий, трехлопастной, расположен позади левого желточника, возле левой кишечной ветви. Размеры яичника 0,14 × 0,26 мм. Лауреров канал имеется. Тельце Мелиса крупное, округлой формы, расположено позади брюшной присоски, между желточниками. Желточники глубоколопастные, находятся возле заднего края

[1] Публикуется впервые.

брюшной присоски. Оба желточника более или менее одинакового размера — 0,12 × 0,20 мм. Матка расположена позади брюшной присоски между ветвями и кнаружи от ветвей кишечника. Многочисленные яйца овальной формы, с крышечкой на одном из полюсов. Размеры яиц 0,016—0,019 × 0,023—0,039 мм.

Описанный выше вид ближе всего к *Phyllodistomum* (*Catoptroides*) *parasiluri* Yamaguti, 1934, но отличается от него более мелкими размерами яичника, желточников и семенников, лежащих более разреженно, чем у вида Ямагути, и далеко от заднего конца тела паразита, а также расположением полового отверстия тотчас же позади развилка кишечника и мелкими размерами яиц.

Вышеописанный вид был обнаружен проф. Г. К. Петрушевским у 15 вскрытых сомов, пойманных в р. Южный Буг и передан мне для описания.

Этот вид назван мной по имени проф. Г. К. Петрушевского — *Phyllodistomum* (*Catoptroides*) *petrueshewskii*.

Phyllodistomum (*Catoptroides*) *sinense* Wu, 1937

(Рис. 101)

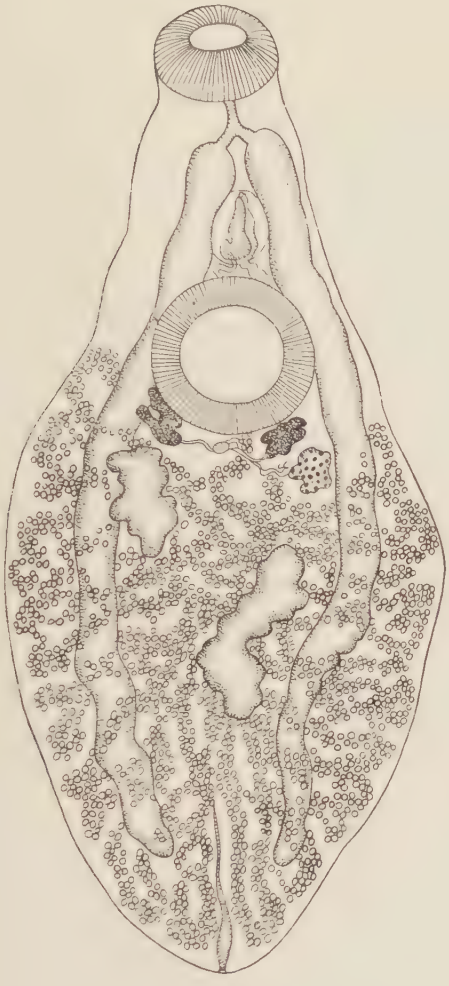
Хозяин: рыба (*Odontobutis obscura* из сем. *Gobiidae*).

Локализация: мочевой пузырь.

Место обнаружения: Китай (Шанхай, Киангсу).

Описание вида (по Ву, 1937). Форма тела паразита грушевидная. Кпереди от брюшной присоски тело паразита сужено и вытянуто, кзади от брюшной присоски расширено, овальной формы. Тело червя уплощено в дорзо-вентральном направлении. Кутикула гладкая. Длина червя 1,7—2,8 мм; наибольшая ширина в задней, расширенной части тела 0,86—1,2 мм. Ротовая присоска овальная, размером 0,11—0,19 × × 0,12—0,21 мм. Брюшная присоска также овальная, несколько крупнее ротовой, размером 0,14—0,25 × 0,14—0,25 мм. Пищевод трубковидный, относительно длинный. Ветви кишечника простые, трубковидные, до заднего конца тела червя не доходят. Развилок кишечника расположен ближе к ротовой, чем к брюшной, присоске. Желточники, яичник и семенники лежат разреженно между ветвями кишечника в задней, расширенной части тела червя. Семенники фестончато-лопастные, расположены посередине между брюшной присоской и задним концом тела паразита, несколько наискось, один позади другого. Передний семенник лежит позади желточника, наискось и несколько кзади от яичника возле кишечной ветви; размер этого семенника 0,38×0,25 мм. Задний семенник расположен кзади от переднего семенника, посередине между кишечными ветвями; размер заднего семенника 0,46×0,25 мм. Половое отверстие находится кзади от развилка кишечника. Желточники лопастные, лежат между брюшной присоской, яичником и передним семенником. Размер правого желточника 0,15 × 0,12 мм, левого — 0,17 × 0,13 мм. Яичник овальный, находится позади желточника, а также наискось и несколько кпереди от переднего семенника. Размер яичника 0,27 × 0,21 мм. Матка расположена в задней, расширенной части тела червя, кзади от брюшной присоски. Бо́льшая часть петель матки лежит на кишечных ветвях и кнаружи от них. Яйца овальные, размером 0,021—0,041 × 0,015—0,033 мм.

Литература: Wu, 1937, стр. 209—213.



100

101

100. *Phyllodistomum (Catoptroides) petruschewskii* Pigulevsky, 1953 (по Пигулевскому, 1953)

101. *Phyllodistomum (Catoptroides) sinense* Wu, 1937 (по Ву, 1937)

Phyllodistomum (*Catoptroides*) *singhiai* Gupta, 1951

(Рис. 102)

Хозяин: пресноводная рыба (*Mastacembelus armatus* из сем. *Mastacembelidae*).

Локализация: кишечник.

Место обнаружения: Индия (Лакнау, р. Гомти).

Историческая справка. При исследовании рыб семейства *Belonidae*, *Ophiocephalidae* и *Mastacembelidae* в Индии, Балерао (1937) обнаружил молодую форму трематоды, которую отнес к роду *Phyllodistomum* Braun, 1899, но не определил до вида. Благодаря этому новая трематода получила наименование *Phyllodistomum* spec. Bhalerao, 1937.

Характерными особенностями паразита, найденного Балерао, являлись: наличие морщинистых складок в задней расширенной части тела паразита, глубоколопастные желточники, вытянутые в поперечном к длинной оси тела червя направлении, и компактное расположение половых желез вблизи заднего края брюшной присоски. Годом позже в той же Индии Сривастава (1938) описал новый вид трематоды у рыб семейства *Belonidae*, названный им *Phyllodistomum levisi*. Новый вид имел те же характерные особенности строения, что и паразит, описанный Балерао. Однако Сривастава не дифференцировал его от паразита, ранее найденного Балерао.

Учитывая полное сходство в строении паразитов, найденных Балерао и Сривастава, общность хозяев и района обнаружения (Индия), я объединил их в один общий вид (см. описание *Phyllodistomum* (*Catoptroides*) *levisi* Srivastava, 1938).

Наконец, в последнее время Гупта (Gupta, 1951) описал новый вид *Phyllodistomum singhiai* от рыб семейства *Mastacembelidae* в Индии. Новый вид, найденный Гупта, за исключением строения экскреторного пузыря, ничем не отличается от паразитов, ранее описанных Балерао и Сривастава.

Паразиты, описанные Балерао, Сривастава и Гупта у одних и тех же хозяев в Индии, сходны между собой. Единственным отличием у вида, описанного Гупта, является строение экскреторного пузыря, имеющего три боковые ветви в средней части по его длине. Поэтому я оставляю вид, описанный Гупта, без изменений и не свожу его к синониму *Ph.* (*Cat.*) *levisi* Srivastava, 1938. Необходимо также отметить, что Гупта ошибочно указывает дату установления семейства *Gorgoderidae*: вместо 1901 года 1899 год, т. е. время установления Лоссом рода *Gorgodera*.

Описание вида (по Гупта, 1951). Форма тела паразита грушевидная. Края задней, расширенной части тела имеют морщинистые складки. Тело червя уплощено в дорзо-вентральном направлении. Кутикула гладкая. Длина паразита 1,1—2,2 мм; наибольшая ширина в задней, расширенной части тела 0,43—0,78 мм. Ротовая присоска расположена субтерминально, размером 0,21 × 0,23 мм. Брюшная присоска лежит почти посредине между передним и задним концами тела, круглой формы, размером 0,27 мм в диаметре. Пищевод трубковидный, 0,1 мм длины. Развилок кишечника находится ближе к ротовой, чем брюшной, присоске. Ветви кишечника простые, трубковидные, слепо заканчиваются на расстоянии 0,15 мм от заднего конца тела червя. Экскреторное отверстие находится в заднем конце тела паразита, с дорзальной стороны. Экскреторный пузырь трубковидный, зигзагообразно извивающийся, расположен

между задним концом тела паразита и брюшной присоской. Возле заднего края брюшной присоски экскреторный пузырь мешковидно расширен. Расширение пузыря размером 0,46 × 0,07 мм. В среднюю часть экскреторного пузыря по его длине впадают три боковых экскреторных канала. Желточники, яичник и семенники расположены близко друг от друга и от брюшной присоски. Семенники фестончато-лопастные, лежат кзади от брюшной присоски, желточников и яичника, между ветвями кишечника, наискось, один впереди другого. Количество лопастей в каждом семеннике до 6—7. Передний семенник расположен кзади от желточника, против яичника, размер этого семенника 0,14 × 0,25 мм. Он находится на расстоянии 1,07 мм от переднего конца тела червя. Задний семенник лежит кзади от яичника, размером 0,16 × 0,24 мм. Он находится на расстоянии 1,3 мм от переднего конца тела паразита. Мужской концевой аппарат представлен семенным пузырьком, лежащим свободно в паренхиме. Размер семенного пузырька 0,06 × 0,11 мм. Половой проток короткий. Половой бурсы нет. Половое отверстие находится вблизи развилка кишечника. Желточники глубоколопастные, поперечно вытянутые по отношению к длинной оси тела червя, расположены между ветвями кишечника, задним краем брюшной присоски и яичником. Размер левого желточника 0,05 × 0,1 мм, правого — 0,05 × 0,16 мм. Протоки желточников открываются отдельно у оотипа. Имеются лауреров канал и маточный семяприемник. Яичник четырех- или пятилопастной, расположен позади левого желточника, на уровне переднего семенника. Размер яичника 0,11 × 0,14 мм. От переднего края яичника начинается яйцевод, открывающийся у оотипа. Матка расположена между ветвями кишечника и начинается от заднего края оотипа. Яйца овальной формы, с тонкой светлокоричневой оболочкой; размер их 0,018—0,02 × 0,035—0,038 мм.

Литература: Bhalerao, 1937, стр. 106—107; Srivastava, 1938, стр. 391—393; Gupta, 1951, стр. 21—26.

Phyllodistomum (*Catoptroides*) *singulare* Lynch, 1936

(Рис. 103)

Хозяин: сем. саламандровые (*Dicamptodon ensatus* из сем. *Salamandridae*).

Локализация: мочевой пузырь.

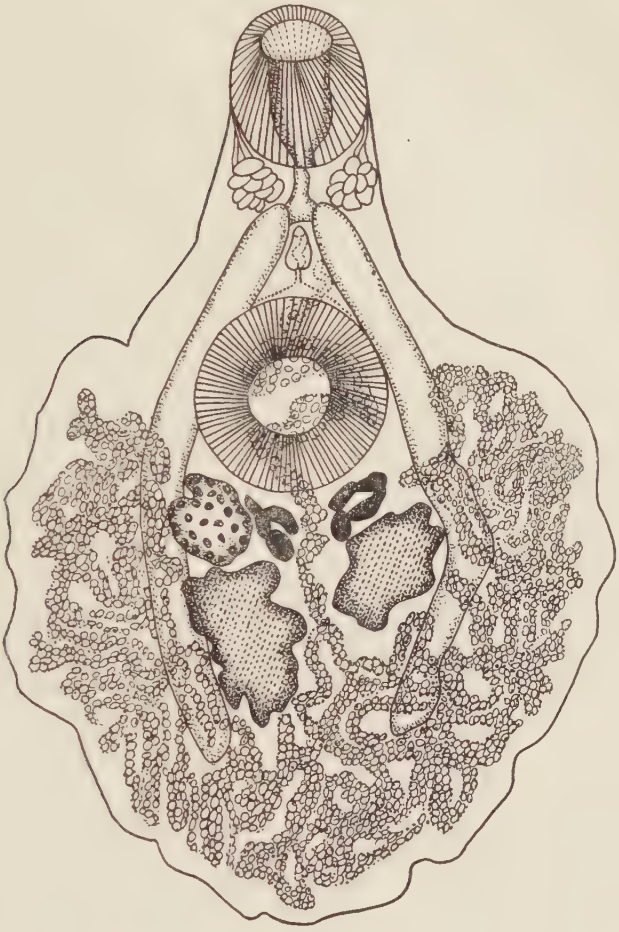
Место обнаружения: США (Орегон).

Описание вида (по Линчу, 1936). Форма тела паразита грушевидная. Часть тела, лежащая впереди от брюшной присоски, сужена, конической формы, с ротовой присоской на вершине конуса. Кзади от брюшной присоски тело расширено, дисковидной формы, с неровными краями. Тело паразита уплощено в дорзо-вентральном направлении. Кутикула гладкая. Длина червя 3,27—3,95 мм; наибольшая ширина в задней, дисковидной части тела червя 2,3—3,4 мм. Ротовая присоска овальной формы, размером 0,605—0,735 × 0,600—0,645 мм. Брюшная присоска также овальная, крупнее ротовой, размером 0,650—0,950 × 0,665—0,835 мм. Пищевод трубковидный, сравнительно короткий, 0,127—0,21 мм длины. Ветви кишечника простые, трубковидные, слепо заканчиваются в задней трети дисковидной части тела червя; их длина от 2,3 мм до 3,4 мм. Ротовая присоска овальной формы, размером 0,605—0,735 × × 0,600—0,645 мм. Брюшная присоска также овальная, крупнее ротовой, размером 0,650—0,950 × 0,665—0,835 мм. Пищевод трубковидный,

102

102. *Phyllodistomum* (*Catoptroides*) *singhiai* Gupta, 1951 (по Гупта, 1951)

а — общий вид, вентрально; *б* — общий вид, дорзально; *в* — комплекс женских половых желез; *г* — яйца



103

103. *Phyllodistomum* (*Catoptroides*) *singulare* Lynch, 1936
(по Линчу, 1936)

сравнительно короткий, 0,127—0,21 мм длины. Ветви кишечника простые, трубковидные, слепо заканчиваются в задней трети дисковидной части тела червя, довольно далеко от заднего конца тела паразита. Развилок кишечника находится вблизи ротовой присоски. Экскреторное отверстие расположено по срединной линии, на дорзальной поверхности, в заднем конце тела червя. Экскреторный пузырь тонкий, трубковидный, плохо различимый, начинается между семенниками, кзади от желточников. В экскреторный пузырь справа и слева впадают боковые выносящие экскреторные сосуды. Желточники, яичник и семенники лежат компактно вблизи заднего края брюшной присоски, между ветвями кишечника, далеко от заднего конца тела червя. Семенники более или менее крупные, неправильно-овальной формы с глубокими лопастями, расположены кзади от желточников и яичника, наискось, один несколько позади другого. Передний семенник лежит кзади от левого желточника, возле левой кишечной ветви, против яичника; размер левого семенника 0,350—0,615 × × 0,380—0,435 мм. Задний семенник расположен кзади от яичника и правого желточника, возле правой кишечной ветви; размер правого семенника 0,385—0,740 × 0,250—0,460 мм. Мужской концевой половой аппарат устроен следующим образом. Парные тонкие vasa efferentia сливаются впереди брюшной присоски в один общий короткий семяпровод, открывающийся в семенном пузырьке. Семенной пузырек овальной формы, расположен тотчас же кзади от бифуркации кишечника. Размер семенного пузырька 0,118—0,150 мм длины и 0,05—0,10 мм ширины. Семенной пузырек заканчивается суженным семявыносящим протоком. Циррус отсутствует. Мужское половое отверстие расположено позади развилка кишечника, на расстоянии 0,225—0,300 мм от переднего края брюшной присоски. Желточники ветвистые; ветви их толстые и длинные. Расположены желточники возле заднего края брюшной присоски сбоку от яичника и кпереди от семенников. Размер правого желточника 0,320—0,470 × 0,175—0,250 мм, левого 0,34—0,41 × 0,145—0,250 мм. Яичник лопастной, находится возле заднего края брюшной присоски и правой кишечной ветви, сбоку от желточников и кпереди от заднего семенника. Длина яичника 0,460—0,505 мм. Лауреров канал имеется. Матка расположена в задней дисковидной части тела червя: ее многочисленные петли находятся главным образом кнаружи от кишечных ветвей, и лишь немногие петли лежат между кишечными стволами. Яйца овальные, размером 0,031—0,035 × 0,022—0,024 мм.

Литература: Lynch, 1936, стр. 42—47.

Phyllodistomum (*Catoptroides*) *spatulaeforme* (Odhner, 1902)

Синоним: *Catoptroides spatulaeformis* Odhner, 1902

(Рис. 104)

Хозяин: электрический сом (*Malapterurus electricus* из сем. *Malapteruridae*).

Локализация: мочевой пузырь.

Место обнаружения: Африка (Нил, Омдурман).

Описание вида (по Однеру, 1902 и 1911). Форма тела паразита грушевидная. Кпереди от брюшной присоски тело червя сужено и вытянуто наподобие конуса с ротовой присоской на вершине конуса. Кзади от брюшной присоски тело червя расширено наподобие диска яйцевидно-

овальной формы, с неровными краями. Тело паразита уплощено в дорзовентральном направлении. Кутикула гладкая. Длина червя 4,75—4,8 мм; наибольшая ширина в задней, расширенной части тела 2,8 мм. Ротовая присоска округлой формы, 0,35—0,36 мм в диаметре. Брюшная присоска такой же формы и лишь немногим больше ротовой, 0,4 мм в диаметре.

Пищевод трубковидный, короткий. Ветви кишечника также трубковидные, с небольшими дивертикулообразными выростами; до заднего конца тела паразита кишечные ветви немного не доходят. Развилок кишечника находится вблизи ротовой присоски и далеко от брюшной присоски. Желточники, яичник и семенники расположены компактно, недалеко от брюшной присоски, но значительно удалены от заднего конца тела червя. Семенники мелкие, глубоколопастные, расположены симметрично кзади от брюшной присоски, возле ветвей кишечника, позади желточников и яичника; лежат несколько наискось, один против другого. Половое отверстие расположено посредине между брюшной присоской и развилком кишечника. Желточники глубоколопастные, наподобие тутовой ягоды, расположены между яичником и передним семенником, на некотором расстоянии от заднего края брюшной присоски. Яичник бобовидной формы, находится сбоку от желточников и кпереди от заднего семенника.

Матка расположена кзади от желточников, яичника и семенников, между ветвями кишечника. Отдельные петли матки заходят кнаружи от кишечных ветвей. Яйца овальные, 0,027—0,029 мм длины.

Литература: Odhner, 1902, стр. 67; Odhner, 1911, стр. 9—10; Looss, 1902, стр. 843—863; Travassos, 1923, стр. 224; Nybelin, 1926, стр. 3—29; Lewis, 1935, стр. 103—117; Bhalerao, 1937, стр. 107—109.

Phyllodistomum (*Catoptroides*) *staffordi* Pearse, 1924

(Рис. 105)

Хозяин: сом (*Ameiurus* (*Kaustor*) *nebulosus* из сем. *Ameiuridae*).

Локализация: мочевой пузырь.

Место обнаружения: США (Висконзин).

Историческая справка. В мочевом пузыре сома Пирс (1924) обнаружил новый вид трематоды, названный им *Phyllodistomum staffordi*. У нового вида, описанного Пирсом, форма тела грушевидная, брюшная присоска несколько крупнее ротовой; желточники, яичник и семенники расположены компактно возле брюшной присоски, далеко от заднего конца тела червя; передний семенник находился напротив яичника; матка помещалась между ветвями кишечника, и только отдельные петли ее заходили кнаружи от кишечных стволов.

Пятью годами позже в той же Северной Америке у сома того же рода Левен (1929) снова обнаружил близкий к *Ph. staffordi* вид и назвал его *Catoptroides lacustri*. Этот вид характеризуется следующим образом. Форма тела грушевидная; брюшная присоска несколько крупнее ротовой; желточники, яичник и семенники расположены компактно возле брюшной присоски, далеко от заднего конца тела червя; передний семенник находился напротив яичника; матка помещалась между ветвями кишечника, и только отдельные петли ее заходили кнаружи от кишечных стволов. Помимо сходной общей характеристики обоих видов Пирса и Левена, длина и ширина тела червя, размеры ротовой и брюшной присосок, семенников,

104

105

104. *Phyllodistomum* (*Catoptroides*) *spatulaeforme* (Odhner, 1902)
(по Однеру, 1902)

105. *Phyllodistomum* (*Catoptroides*) *staffordi* Pearse, 1924
(по Пирсу, 1924)

яичника и яиц имели небольшие отличия. Поэтому *Catoptroides lacustri* Loewen, 1929 является, повидимому, близким видом *Phyllodistomum staffordi* Pearse, 1924. Значительно позже Бирд, Вейнар и Рейбер (1940), давая описание экскреторной системы некоторых видов подсемейства *Gorgoderinae*, в качестве объекта использовали *Catoptroides lacustri*. При этом авторы признали род *Catoptroides* и вид *lacustri*, не сравнив его с другими представителями рода *Phyllodistomum*, сходного с *Ph. lacustri*,— *Ph. staffordi*.

В настоящей работе *Ph.* (*Cat.*) *lacustri* Loewen, 1929, несмотря на его близость с *Ph.* (*Cat.*) *staffordi* Pearse, 1924, оставлен как самостоятельный вид.

Описание вида (по Пирсу, 1924). Форма тела паразита грушевидная. Кпереди от брюшной присоски тело червя сужено, конусовидной формы, с ротовой присоской на вершине конуса. Кзади от брюшной присоски тело червя расширено в виде круглого диска. Тело паразита уплощено в дорзо-вентральном направлении. Кутикула гладкая, неисчерченная, но покрыта мелкими сосочками. Длина червя, по данным Пирса, 4,1 мм, наибольшая ширина в задней дисковидной части тела 2,98 мм. Ротовая присоска 0,38 мм в поперечном сечении. Брюшная присоска несколько крупнее ротовой, 0,52 мм в поперечном сечении. Соотношение размеров ротовой и брюшной присосок, как 3 : 5. Пищевод трубковидный, короткий, 0,25 мм длины. Ветви кишечника простые, трубковидные, до заднего конца тела не доходят. Развилок кишечника находится вблизи ротовой присоски. Экскреторное отверстие расположено терминально и несколько дорзально в задней части тела паразита. Экскреторный пузырь длинный, трубковидный, расположен медианно в задней, дисковидной части тела червя. Он начинается на уровне яичника и заканчивается у экскреторного отверстия небольшим расширением. В начальную часть экскреторного пузыря, несколько кпереди от яичника впадают справа и слева по одному крупному боковому выносящему экскреторному сосуду. В крупные боковые выносящие сосуды впадают мелкие ветви. В эти мелкие ветви изливают свое содержимое капилляры, начинающиеся в паренхиме пламеневидными клетками.

Желточники, яичник и семенники расположены компактно вблизи брюшной присоски, между ветвями кишечника, далеко кпереди от заднего конца тела паразита. Семенники лопастные, расположены кзади от брюшной присоски и желточников, несколько наискось, один против другого. Передний семенник лежит возле правой кишечной ветви и правого желточника, несколько кзади от последнего, напротив яичника. Задний семенник находится возле левой кишечной ветви, позади яичника. Оба семенника более или менее одинаковых размеров, 0,42 мм в диаметре. Тонкостенный семенной пузырек овальной формы, расположен между передним краем брюшной присоски и развилком кишечника. Размер семенного пузырька 0,05 × 0,07 мм. Простатическая часть 0,06 мм длины. Циррус отсутствует. Половое отверстие находится посередине между брюшной присоской и развилком кишечника. Желточники глубоколопастные; лопасти их яйцевидные, хорошо отграниченные друг от друга, благодаря чему по внешней форме несколько напоминают тутовую ягоду. Расположены желточники между задним краем брюшной присоски, передним семенником и яичником. Размер желточников 0,15 мм в поперечном сечении. Яичник несколько вытянутый, овальный, с небольшими лопастями, помещается возле левой кишечной ветви между левым желточником и задним семенником, напротив переднего семенника. Размер

яичника 0,25 мм в продольном сечении. Матка расположена кзади от желточников, яичника и семенников, между ветвями кишечника. Отдельные петли матки заходят кнаружи от кишечных стволов. Яйца овальные, размером 0,027 × 0,021 мм.

Литература: Pearse, 1924, стр. 154—155; Loewen, 1929, стр. 55—62; Lewis, 1935, стр. 103—117; Bhalerao, 1937, стр. 107—109; Byrd, Venard and Reiber, 1940, стр. 407—420.

Phyllodistomum (*Catoptroides*) *stromi* Pigulevsky, 1953[1]

(Рис. 106 и 107)

Хозяин: бычок.

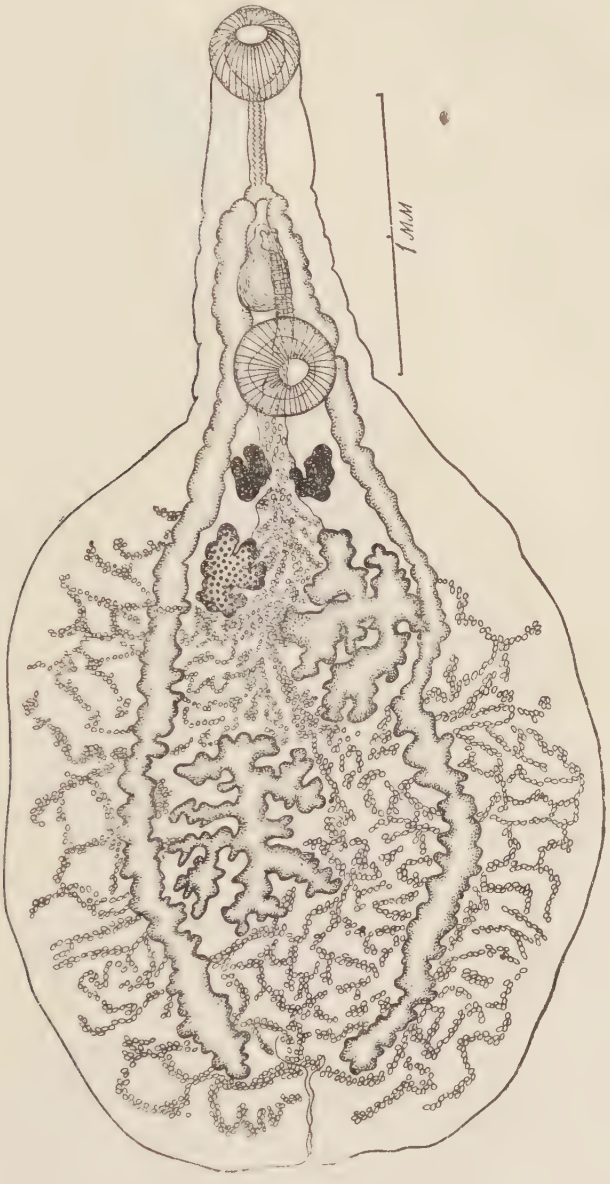
Локализация: мочевой пузырь.

Место обнаружения: СССР (Картун, Уссурийской обл.)

Описание вида. Форма тела паразита грушевидная. Часть тела червя, лежащая кпереди от брюшной присоски, вытянутая в виде конуса, узкая. Часть тела, расположенная кзади от брюшной присоски, расширенная, круглой, дисковидной формы. Тело червя уплощено в дорзо-вентральном направлении. Кутикула гладкая. Длина паразита 3,0—3,128 мм; наибольшая ширина в задней, расширенной части тела червя 2,107 мм. Ротовая присоска круглая, 0,229 мм в диаметре. Брюшная присоска также круглая, несколько крупнее ротовой, размером 0,287 мм в диаметре. Пищевод тонкий, трубковидный, 0,259 мм длины. Ветви кишечника с небольшими боковыми дивертикулообразными выступами, немного не доходят до заднего конца тела паразита. Развилок кишечника расположен почти посередине между ротовой и брюшной присосками. Желточники, яичник и семенники лежат позади брюшной присоски в расширенной дисковидной части тела, на значительном расстоянии друг от друга. Семенники с большими лопастями, почти древовидной формы, несколько вытянуты параллельно длинной оси тела червя. Оба семенника расположены между ветвями кишечника, позади желточников и яичника, наискось, один позади другого, правый возле правой, а левый возле левой кишечных ветвей. Передний семенник несколько меньших размеров, чем задний, расположен позади желточника, наискось против яичника; задний лежит позади яичника. Размер переднего семенника 0,516 мм длины и 0,358 мм ширины. Размер заднего семенника 0,516 мм длины и 0,416 мм ширины. Половая бурса лежит кпереди от брюшной присоски и кзади от развилка кишечника. Яичник глубоколопастной, лежит возле кишечной ветви, между задним семенником и желточниками, против и несколько кпереди от переднего семенника. Длина яичника 0,229 мм и ширина 0,186 мм. Желточники лопастные, у некоторых экземпляров явно дольчатые, расположены возле заднего края брюшной присоски, кпереди от яичника и семенников. Желточники одинакового размера, 0,157 мм длины и 0,114 мм ширины. Матка расположена кзади от брюшной присоски. Петли матки лежат между ветвями кишечника и кнаружи от них. Яйца многочисленные, овальной формы, размером 0,025 × 0,017 мм. Зрелые яйца заключают мирацидий.

Данный вид по форме тела, характеру строения семенников, яичника и желточников ближе всего к *Phyllodistomum* (*Phyllodistomum*) *megalorchis* Nybelin, 1926, от которого, однако, отличается дольчато-лопастными желточниками, древовидно-лопастными семенниками и значительно более мелкими размерами яиц.

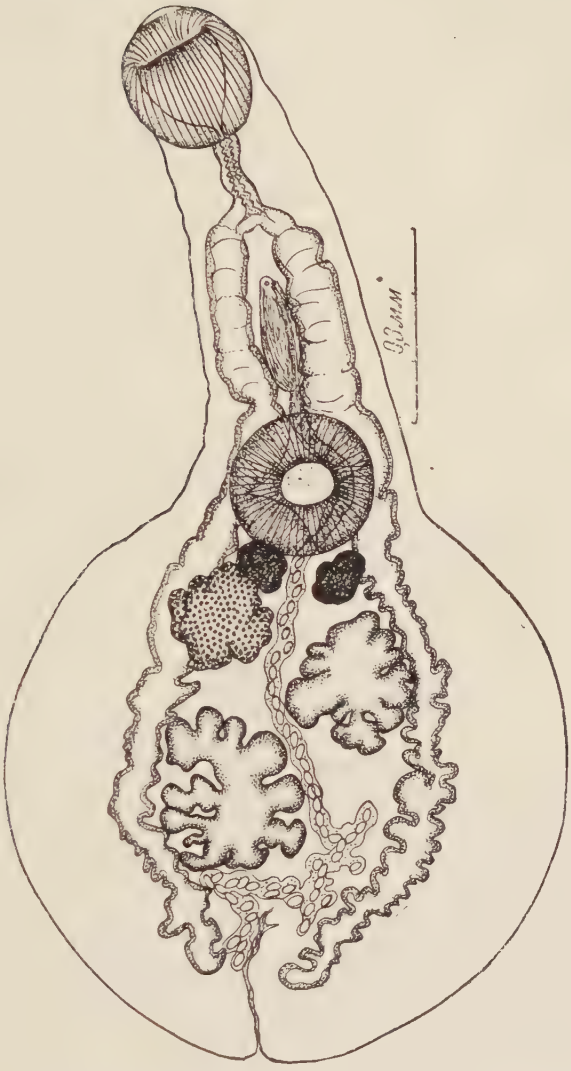
[1] Публикуется впервые.



106

106. *Phyllodistomum* (*Catoptroides*) *stromi* Pigulevsky, 1953
(по Пигулевскому, 1953)

Зрелая форма



107

107. *Phyllodistomum* (*Catoptroides*) *stromi* Pigulevsky, 1953
(по Пигулевскому, 1953)
Молодая форма

Описанный вид был обнаружен в количестве 110 экземпляров у бычков в Уссурийской области Ж. К. Штромом в 1937 году.

Среди материала оказалось много экземпляров *Phyllodistomum* (*Catoptroides*) *stromi* различного возраста, в том числе и очень молодых. В связи с этим ниже приведено краткое описание молодых форм *Ph.* (*Cat.*) *stromi*.

У самых молодых форм, длиной 1,152 мм, форма тела грушевидная. Кпереди от брюшной присоски тело червя сужено и вытянуто наподобие конуса. Кзади от брюшной присоски тело паразита сильно расширено, круглой или кругло-овальной формы. Кутикула гладкая. Ротовая присоска круглая. Брюшная присоска также круглая, расположена в передней половине тела червя. Пищевод тонкий, трубковидный. Ветви кишечника толстые, доходят почти до заднего конца тела червя. Развилок кишечника расположен почти посередине между ротовой и брюшной присосками. Яичник, желточники и семенники находятся в задней, дисковидной части тела, между ветвями кишечника и расположены сравнительно близко друг от друга. Семенники крупные, с глубокими лопастями, лежат наискось, один позади другого. Яичник также лопастной. Желточники лопастные.

У паразитов длиной 2,152 мм форма тела такая же, как и у взрослых половозрелых паразитов. Семенники фестончато-лопастные, яичник также глубоко-лопастной, желточники лопастные.

Характерной особенностью данного вида является лопастное строение семенников, яичника и желточников даже у молодых форм, обычно почти не наблюдаемое у других видов филлодистом такого же возраста.

Phyllodistomum (*Catoptroides*) *undulans* Steen, 1938

(Рис. 107а)

Хозяин: бычок (*Cottus bairdi* из сем. *Cottidae*).

Локализация: мочевой пузырь.

Место обнаружения: США (штат Индиана).

Описание вида (по Стину, 1938). Форма тела паразита грушевидная с вытянутой наподобие конуса передней частью тела, расположенной кпереди от брюшной присоски. Кзади от брюшной присоски тело червя расширено, овально-яйцевидной формы. Тело паразита сплющено в дорзовентральном направлении. Кутикула покрыта небольшими сосочками, расположенными с регулярными интервалами между ними. Размеры сосочков 0,012 мм в диаметре у основания и 0,008 мм высоты. В окружности ротовой присоски эти сосочки расположены более тесно, чем в остальных частях тела червя. Длина паразита 4,27 мм; наибольшая ширина в задней, расширенной части тела 2,84 мм. Ротовая присоска овальная, размером 0,196—0,332 × 0,221—0,314 мм; снабжена одиннадцатью сосочкообразными выростами. Брюшная присоска также овальная, крупнее ротовой, размером 0,272—0,408 × 0,289—0,459 мм. Соотношение размеров ротовой и брюшной присосок может быть представлено, как 1 : 1,46. Пищевод тонкий, трубковидный, слегка извитой, по длине равен диаметру ротовой присоски. Ветви кишечника простые, трубковидные, более широкие в диаметре возле развилка кишечника. До заднего конца тела кишечные ветви немного не доходят. Семенники с глубокими лопастями, расположены позади брюшной присоски, между ветвями кишечника, несколько наискось, один впереди другого. Передний семенник лежит тотчас же кзади от желточника, против яичника. Задний семенник находится тотчас же позади яичника. Оба семенника вытянуты по продольной линии тела червя.

Длина переднего семенника 0,272—0,476 мм, ширина 0,162—0,289 мм. Длина заднего семенника 0,272—0,578 мм, ширина 0,153—0,238 мм. Желточники гроздевидные, расположены позади брюшной присоски, возле заднего края и кпереди от яичника и переднего семенника. Размеры желточников: 0,204—0,34 мм длины и 0,097—0,153 мм ширины. Яичник глубоколопастной, расположен между желточником и задним семенником; его длина 0,306—0,51 мм и ширина 0,247—0,34 мм. Матка находится по краям широкой дисковидной части тела червя, позади брюшной присоски. Передние петли матки сливаются позади желточников. Яйца овальные, с тонкой оболочкой, размером 0,024—0,030 × 0,017—0,026 мм. Зрелые яйца содержат мирацидий. Семенной пузырек круглый; половые отверстия находятся позади развилка кишечника.

Литература: Steen, 1938, стр. 201—210.

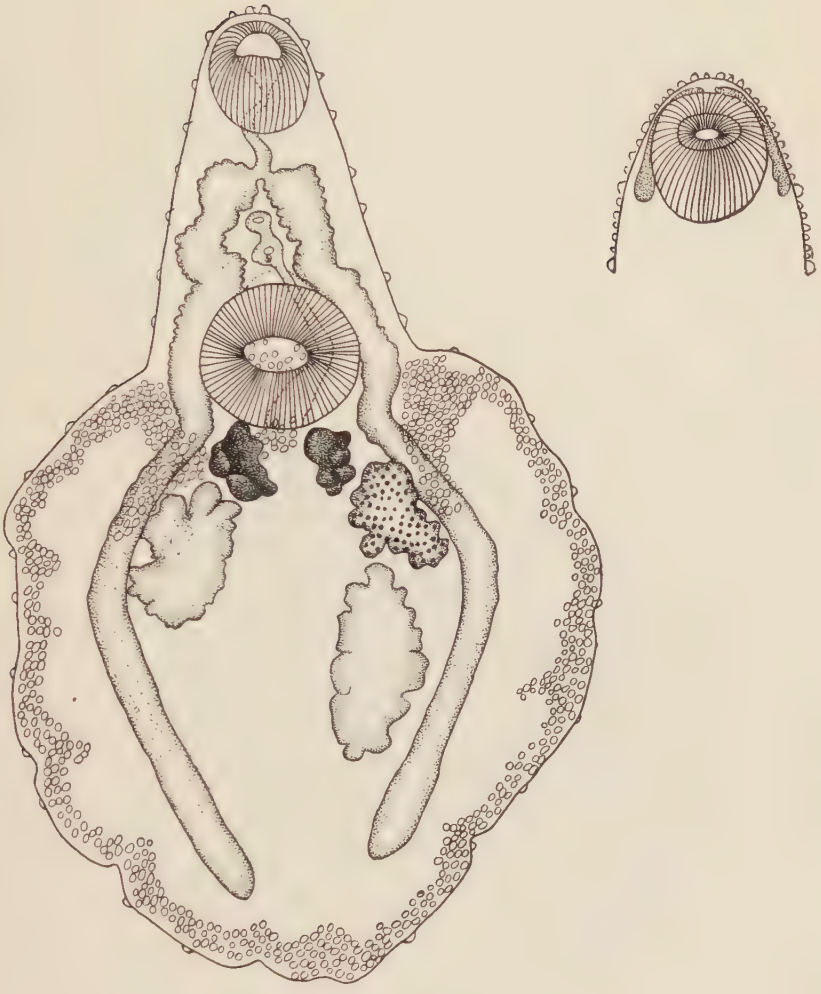
Phyllodistomum (*Catoptroides*) *zachwatkini* Pigulevsky, 1953[1]

(Рис. 108)

Хозяин: жерех (*Aspius aspius* из сем. *Cyprinidae*).
Локализация: мочеточники.
Место обнаружения: Европа (р. Дунай).

Описание вида. Форма тела паразита грушевидная. Кпереди от брюшной присоски тело паразита сужено и вытянуто наподобие конуса. Кзади от брюшной присоски тело червя расширено, овальной формы. Тело паразита уплощено в дорзо-вентральном направлении. Кутикула гладкая. Длина червя 2,39 мм; наибольшая ширина в задней, расширенной части тела, на уровне переднего семенника 0,98 мм. Ротовая присоска округлой формы, размером 0,24 × 0,25 мм. Брюшная присоска также округлой формы, по величине равна ротовой, размером 0,24 × 0,25 мм. Пищевод тонкий, трубковидный, 0,26 мм длины. Ветви кишечника извитые, с небольшими дивертикулообразными выростами, немного не доходят до заднего конца тела паразита. Развилок кишечника находится посередине между ротовой и брюшной присосками. Экскреторное отверстие расположено дорзально в заднем конце тела червя. Экскреторный пузырь длинный, с тонкими стенками и щелевидным просветом, слегка извитой, кпереди простирается до переднего края яичника. Яичник, желточники и семенники расположены разреженно, далеко друг от друга, позади брюшной присоски, между ветвями кишечника. Семенники мелкие, с небольшими лопастями, расположены несколько наискось, один позади другого. Передний семенник находится далеко кзади от правого желточника, почти посередине между брюшной присоской и задним концом тела червя. Задний семенник лежит далеко кзади от яичника, возле левой кишечной ветви. Размеры переднего семенника 0,11 × 0,16 мм, заднего, несколько более крупного, чем передний, 0,15 × 0,17 мм. Мужской концевой половой аппарат представлен крупным грушевидной формы семенным пузырьком, лежащим посередине между передним краем брюшной присоски и развилком кишечника. Половое отверстие находится кзади от развилка кишечника. Яичник неправильно-овальной формы, с небольшими лопастями, превышает по величине оба семенника. Расположен яичник наискось кпереди от переднего семенника, возле левой кишечной ветви. Размер яичника 0,14 × 0,18 мм. Желточники крупные, гроздевидные, находятся возле заднего края брюшной присоски и по величине

[1] Публикуется впервые.



107a

107a. *Phyllodistomum* (*Catoptroides*) *undulans* Steen, 1938 (по Стину, 1938)

108

108. *Phyllodistomum* (*Catoptroides*) *zachwatkini* Pigulevsky, 1953
(по Пигулевскому, 1953)

превосходят размеры яичника и семенников. Размер желточника 0,16 × × 0,18 мм. Матка расположена кзади от брюшной присоски, между ветвями и кнаружи от кишечных ветвей. Яйца мелкие, овальные, с тонкой оболочкой, размером 0,023 × 0,033 мм.

Описанный вид отличается от *Phyllodistomum* (*Vitellarinus*) *conostomum* Nybelin, 1926 грушевидной, а не вытянутой формой тела, одинаковой величиной присосок, мелкими семенниками и очень крупными желточниками.

От *Phyllodistomum* (*Catoptroides*) *spatula* Odhner, 1902, *Ph.* (*Cat.*) *spatulaeforme* Odhner, 1902, *Ph.* (*Cat.*) *staffordi* Pearse, 1924 и *Ph.* (*Cat.*) *lacustri* (Loewen, 1929) описанный мною вид отличается разреженным расположением яичника, желточников и семенников и очень крупными желточниками. От *Ph.* (*Cat.*) *massino* описанный выше вид отличается одинаковой величиной присосок и разреженным расположением яичника, желточников и семенников.

Литература: Odhner, 1902, стр. 66; Odhner, 1911, стр. 7—9; Pearse, 1924, стр. 154—155; Loewen, 1929, стр. 55—62.

Подрод *Microlecithus* (Ozaki, 1926) Pigulevsky, 1952

Диагноз подрода

Phyllodistomum. Трематоды ланцетовидной, более или менее вытянутой формы тела. Резкого разделения на переднюю узкую и заднюю сильно расширенную, дисковидную части, как это имеет место у представителей подродов *Phyllodistomum* и *Catoptroides* (Odhner, 1902), у видов подрода *Microlecithus* (Ozaki, 1926) не наблюдается. Фиксаторный аппарат представлен двумя присосками, расположенными в передней трети, передней половине или посередине между передним и задним концами тела червя. Экскреторное отверстие расположено в заднем конце тела паразита. Экскреторный пузырь длинный, трубковидный. Яичник цельнокрайный, овальный или лопастной, расположен большей частью по диагонали, кпереди от переднего семенника, реже лежит на одном уровне с передним семенником. Желточники цельнокрайные, овальные или яйцевидные. Семенники лопастные, реже цельнокрайные, овальные, лежат по диагонали, один позади другого или же на одном уровне, симметрично один против другого. Матка расположена позади брюшной присоски, между ветвями и кнаружи от кишечных ветвей.

Характерная особенность представителей этого подрода — ланцетовидная, более или менее вытянутая форма тела червя и цельнокрайная, овальная или яйцевидная, но не лопастная форма желточников.

Паразиты мочевого пузыря (и прямой кишки?) амфибий и, реже, рыб Европы, Азии и Америки (Мексики).

Типичный вид: *Phyllodistomum* (*Microlecithus*) *kajika* (Ozaki, 1926).

Таблица для определения видов подрода *Microlecithus* (Ozaki, 1926)

1 (8). Задняя часть тела червя сильно вытянута.
2 (5). Семенники слаболопастные, яичник мелкий.
3 (4). Брюшная присоска посередине между передним и задним концами тела червя. Желточники яйцевидные . . . . . .
. . . *Phyllodistomum* (*Microlecithus*) *baueri* Pigulevsky, 1953.

4 (3). Брюшная присоска расположена в передней трети тела червя. Желточники не яйцевидные, а овальные . . . . . *Phyllodistomum* (*Microlecithus*) *marinum* Layman, 1930.
5 (2). Семенники глубоколопастные, яичник крупный.
6 (7). Яичник и передний семенник лежат на одном уровне . . . . *Phyllodistomum* (*Microlecithus*) *shandrai* Bhalerao, 1937.
7 (6). Яичник расположен кпереди от переднего семенника . . . . *Phyllodistomum* (*Microlecithus*) *kajika* (Ozaki, 1926).
8 (1). Задняя часть тела не сильно вытянута.
9 (10). Семенники расположены симметрично один против другого, далеко от заднего конца тела червя . . . . . *Phyllodistomum* (*Microlecithus*) *almorii* Pande, 1937.
10 (9). Семенники расположены не симметрично, а по диагонали, один позади другого, недалеко от заднего конца тела червя . . . . . *Phyllodistomum* (*Microlecithus*) *solidum* Rankin, 1937

Phyllodistomum (*Microlecithus*) *kajika* (Ozaki, 1926)

Синонимы: *Microlecithus kajika* Ozaki, 1926; *Phyllodistomum kajika* (Ozaki, 1926) Yamaguti 1934

(Рис. 109)

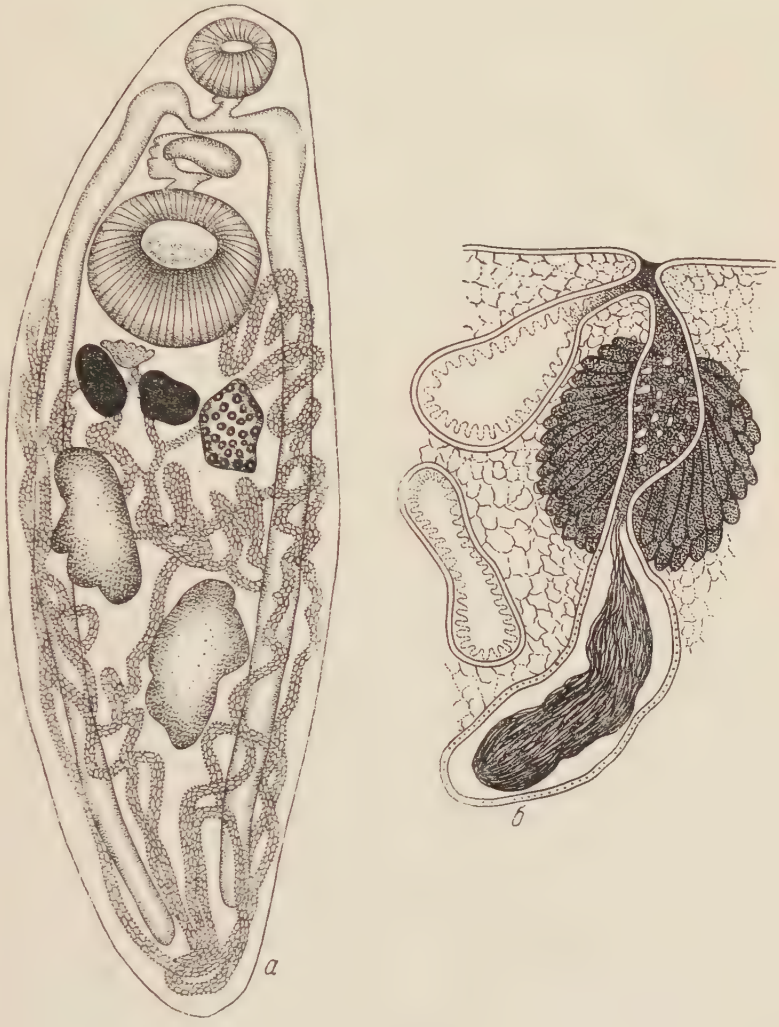
Хозяин: амфибия (*Polypedatus buergeri* из сем. *Polypedatidae*).
Локализация: мочевой пузырь.
Место обнаружения: Япония.

Историческая справка. При изучении паразитофауны лягушек на островах Иасухара и Шикоку (Япония), Озаки (Ozaki. 1926) обнаружил новый вид трематоды, который выделил в отдельный род и назвал *Microlecithus kajika* Ozaki, 1926.

Мотивами к обоснованию нового рода являлись: вытянутая задняя часть тела червя, дефинитивный хозяин не рыба, а амфибия и, частично, особенность гистологического строения полового аппарата паразита. Несколько выше в этой работе (см. описание рода *Phyllodistomum* Braun, 1899) дана характеристика рода *Microlecithus* Ozaki, 1926. Приведенная характеристика рода *Microlecithus* Ozaki целиком совпадает с таковой же рода *Phyllodistomum*. Даже несколько необычная для филлодистом форма описанного Озаки паразита без заметного разделения в области брюшной присоски на переднюю и заднюю части тела и дефинитивный хозяин не рыба, а земноводное — не дают оснований к выделению вида в новый род. Среди известных видов рода *Phyllodistomum*, у *Ph. marinum*, *Ph. americanum*, *Ph. solidum* в той или иной мере имеется сходство в форме тела паразита с видом, описанным Озаки. Что же касается хозяина, то у амфибий филлодистомы обнаруживались неоднократно. Поэтому род *Microlecithus* является синонимом рода *Phyllodistomum*, а вид, описанный Озаки, новым видом филлодистом.

Описание вида (по Озаки, 1926). Форма тела паразита веретенообразная с заостренными передним и задним концами и расширенным средним участком тела между брюшной присоской и задним концом паразита.

Тело червя несколько уплощено в дорзо-вентральном направлении. Кутикула гладкая. Длина паразита 4,55 мм; наибольшая ширина 1,53 мм. Ротовая присоска расположена субтерминально, круглой формы, 0,52 мм в диаметре. Брюшная присоска, расположенная в передней четверти тела



109

109. ***Phyllodistomum*** (*Microlecithus*) ***kajika*** (Ozaki, 1926) (по Озаки, 1926)
а — марита; *б* — сагиттальный срез через концевой половой аппарат

червя, круглой формы, значительно превышает величину ротовой присоски; размер брюшной присоски 0,74 мм в диаметре. Пищевод трубковидный, короткий. Ветви кишечника простые, трубковидные, немного не доходят до заднего конца тела паразита. Развилок кишечника расположен вблизи ротовой присоски и далеко от брюшной. Семенники неправильно-овальной формы, лопастные, расположены посередине между брюшной присоской и задним концом тела червя, между ветвями кишечника, наискось, один впереди другого. Половые отверстия расположены медианно, кпереди от брюшной присоски и кзади от развилка кишечника. Желточники цельнокрайные, овальные, лежат между брюшной присоской, яичником и передним семенником.

Яичник неправильной округлой формы, расположен сбоку от желточника, на одном с ним уровне. Матка находится кзади от брюшной присоски. Петли матки расположены как между ветвями, так и кнаружи от ветвей кишечника. Яйца овальные, размером 0,017—0,018 × 0,010 — 0,012 мм. Лауреров канал имеется.

Литература: Ozaki, 1926, стр. 37—40; Yamaguti, 1934, стр. 432; Bhalerao, 1937, стр. 106—108.

Phyllodistomum (*Microlecithus*) *almorii* Pande, 1937

(Рис. 110)

Хозяин: лягушка (*Rana cyanophlyetis* из сем. *Ranidae*).

Локализация: мочевой пузырь.

Место обнаружения: Индия (Альмора).

Описание вида (по Панде, 1937). Форма тела паразита удлиненно-овальная с несколько суженным передним концом кпереди от брюшной присоски и расширенным задним, кзади от брюшной присоски. Тело уплощено в дорзо-вентральном направлении. Кутикула гладкая. Длина паразита 1,8—3,42 мм; наибольшая ширина в задней расширенной части тела 0,77—1,13 мм. Ротовая присоска круглая, 0,36—0,49 мм в диаметре. Брюшная присоска также круглая, значительно больше ротовой, 0,52—0,75 мм в диаметре. Соотношение размеров ротовой и брюшной присосок, как 2 : 3. Пищевод короткий, трубковидный, 0,09—0,13 мм длины. Ветви кишечника простые, трубковидные, немного не доходят до заднего конца тела червя. Развилок кишечника расположен между ротовой и брюшной присосками, ближе к первой. Семенники фестончато-лопастные, расположены позади брюшной присоски, между ветвями кишечника, симметрично один против другого. Семенники имеют вытянутую форму по длинной оси тела червя. Размер правого семенника 0,2—0,5 × 0,18—0,34 мм; левого — 0,28—0,58 × 0,1—0,25 мм. Желточники овальные, цельнокрайные, расположены тотчас же позади брюшной присоски. Размер правого желточника 0,11—0,19 × 0,05—0,07 мм, левого — 0,11—0,18 × 0,05—0,11 мм. Яичник трехлопастной, лежит сбоку между желточниками и семенниками; задним краем он касается переднего края одного из семенников. Размер яичника 0,14—0,33 × 0,9—0,22 мм.

Матка расположена кзади от брюшной присоски. Ее многочисленные петли располагаются главным образом между ветвями кишечника, но некоторые из петель матки заходят и кнаружи от кишечных стволов. Яйца овальные, размером 0,033 × 0,0185 мм. Мужское и женское половые отверстия расположены посередине между ротовой и брюшной

присосками, кзади от бифуркации кишечника. Половая бурса находится между бифуркацией кишечника и передним краем брюшной присоски. Вид, описанный Панде, по мощности строения брюшной присоски и по архитектонике семенников в некоторой степени приближается к представителям рода *Gorgoderina*, но имеет сравнительно с последними короткую и расширенную заднюю часть тела, более характерную для рода *Phyllodistomum*.

Литература: Pande, 1937, стр. 250—256.

Phyllodistomum (*Microlecithus*) *baueri* Pigulevsky, 1953[1]

(Рис. 111)

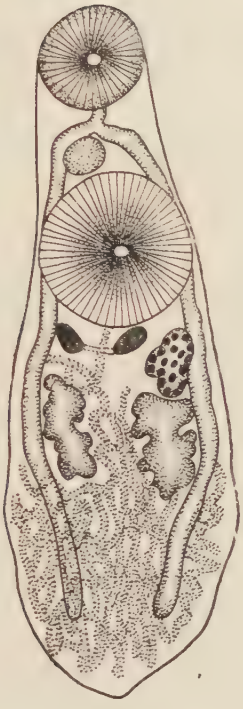
Хозяин: плотва (*Rutilus rutilus* из сем. *Cyprinidae*).

Локализация: мочевой пузырь.

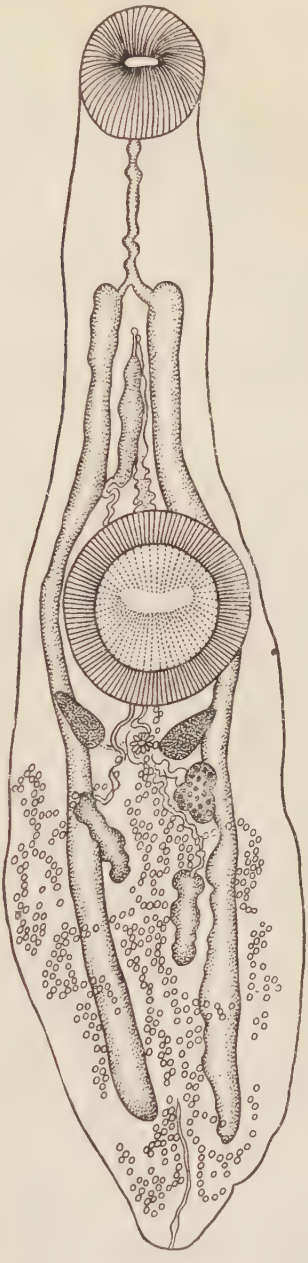
Место обнаружения: Латвийская ССР (оз. Рушени).

Описание вида. Форма тела паразита ланцетовидная, сильно вытянутая. Кпереди от брюшной присоски тело червя сужено и сильно вытянуто. Кзади от брюшной присоски тело паразита несколько расширено, удлиненно-овальной формы, сильно вытянуто и кзади заострено. Тело червя уплощено в дорзо-вентральном направлении. Кутикула гладкая. Длина червя 3,15 мм. Длина передней части тела, от переднего конца до середины брюшной присоски, 1,52 мм, задней — 1,63 мм; наибольшая ширина в задней части тела на уровне заднего семенника 0,82 мм. Ширина передней части тела червя — 0,35 мм. Ротовая присоска круглая, 0,43—0,44 мм в диаметре. Брюшная присоска также круглая, расположена почти посередине между передним и задним концами тела червя, достигает 0,43—0,44 мм в диаметре. Пищевод трубковидный, длинный, тонкий, слегка извитой, до 0,42 мм длины. Ветви кишечника простые, трубковидные, до заднего конца тела паразита немного не доходят. Развилок кишечника находится несколько ближе к ротовой, чем к брюшной, присоске. Экскреторное отверстие расположено терминально и несколько дорзально в заднем конце тела червя. Экскреторный пузырь тонкостенный, со щелевидным просветом, лежит медианно от яичника до заднего конца тела червя. Яичник, желточники и семенники расположены довольно компактно позади брюшной присоски, между ветвями кишечника, далеко от заднего конца паразита. Передний семенник расположен на некотором расстоянии кзади от правого желточника и по диагонали против яичника. Задний семенник лежит несколько поодаль, кзади от яичника и далеко кпереди от заднего конца тела паразита. Оба семенника слаболопастные, вытянуты по продольной оси тела червя и не сильно разнятся по величине друг от друга. Размер переднего семенника 0,11 × 0,26 мм, заднего — 0,10 × × 0,28 мм. Мужской концевой половой аппарат представлен сильно вытянутым семенным пузырьком и слабо развитой простатической частью; половое отверстие открывается кзади от развилка кишечника. Яичник глубоко-лопастной, расположен между левым желточником и задним семенником, возле левой кишечной ветви. Размер яичника 0,12 × 0,18 мм. Желточники цельнокрайные, яйцевидной формы, вытянуты под небольшим углом к продольной линии червя; размер их 0,06—0,07 × 0,16—0,18 мм. Тельце Мелиса крупное, неправильной формы, расположено между желточниками. Лауреров канал имеется. Матка находится в задней части тела червя, позади яичника, ее петли не многочисленны

[1] Публикуется впервые.



110



111

110. *Phyllodistomum* (*Microlecithus*) *almorii* Pande, 1937 (по Панде, 1937)
111. *Phyllodistomum* (*Microlecithus*) *baueri* Pigulevsky, 1953 (по Пигулевскому, 1953)

и лежат между ветвями и кнаружи от ветвей кишечника. Яйца мелкие, с тонкой светложелтой оболочкой, без крышечки, размером 0,019—0,023 × × 0,033—0,036 мм.

Описанный вид отличается от *Phyllodistomum* (*Vitellarinus*) *elongatum* Nybelin, 1926 и *Ph.* (*Vit.*) *markievitschi* большим размером брюшной присоски и цельнокрайными желточниками. От *Phyllodistomum* (*Microlecithus*) *kajika* (Ozaki, 1926) описанный вид отличается более вытянутой, суженной и длинной передней частью тела и яйцевидной формой желточников.

Новый вид я называю именем О. Н. Бауера — *Phyllodistomum* (*Microlecithus*) *baueri* nov. sp.

Phyllodistomum (*Microlecithus*) *marinum* Layman, 1930

(Рис. 112)

Хозяин: иглобрюх (*Spheroides borealis* из сем. *Tetrodontidae*).

Локализация: мочевой пузырь.

Место обнаружения: СССР (Приморский край, залив Петра Великого).

Описание вида (по Ляйману, 1930). Форма тела паразита удлиненная, с волнообразными краями, кпереди несколько суживается, кзади слегка расширяется. Тело уплощено в дорзо-вентральном направлении. Кутикула слегка исчерчена. Длина паразита 3,5 мм. Наибольшая ширина в задней, расширенной части тела червя 0,81 мм. Обе присоски небольшие. Ротовая присоска кругло-овальная, размером 0,131 × × 0,114 мм. Брюшная присоска круглая, несколько крупнее ротовой, 0,196 мм в диаметре. Пищевод трубковидный, относительно короткий, 0,180 мм длины. Ветви кишечника простые, трубковидные, лишь немного не доходят до заднего конца тела червя. Развилок кишечника значительно ближе расположен к ротовой, чем к брюшной присоске. Желточники, яичник и семенники мелкие, близко расположены друг от друга и от брюшной присоски, но далеко от заднего конца тела червя. Семенники овальные, цельнокрайные, находятся посередине между передним и задним концами тела паразита, кзади от брюшной присоски, между ветвями кишечника и лежат несколько наискось, один впереди другого. Задний семенник несколько крупнее переднего. Размеры переднего семенника 0,327 × × 0,196 мм, заднего — 0,393 × 0,213 мм. Мужской концевой половой аппарат представлен семенным пузырьком 0,196 мм длины. Половое отверстие расположено медианно позади бифуркации кишечника. Расстояние полового отверстия от переднего конца тела 0,442 мм. Желточники компактные, овальные, цельнокрайные, расположены между ветвями кишечника, почти на одинаковом расстоянии от заднего края брюшной присоски и переднего края семенников. Желточники 0,131—0,147 мм длины и 0,114—0,065 мм ширины. Яичник овальный, цельнокрайный, находится между желточником и задним семенником. Размер яичника 0,113 × × 0,098 мм. Большая часть петель матки расположена кзади от семенников, между ветвями кишечника; отдельные петли матки заходят также кнаружи от кишечных стволов. Размер яиц 0,024—0,043 × 0,013—0,021 мм.

Литература: Ляйман, 1930, стр. 97; Lewis, 1935, стр. 103—117; Bhalerao, 1937, стр. 107—109.

Phyllodistomum (*Microlecithus*) *shandrai* Bhalerao, 1937

(Рис. 113)

Хозяин: лягушка (*Rana tigrina* из сем. *Ranidae*).

Локализация: прямая кишка (?).

Место обнаружения: Индия (Бомбей).

Описание вида (по Балерао, 1937). Форма тела паразита ланцетовидно-овальная, с суженным передним концом, лежащим кпереди от брюшной присоски. Тело уплощено в дорзо-вентральном направлении. Кутикула гладкая. Длина червя 2—3,02 мм; наибольшая ширина в задней, расширенной части тела паразита 0,78—0,87 мм. Ротовая присоска округлой формы, диаметром 0,4—0,46 мм. Брюшная присоска также округлой формы, несколько крупнее ротовой, 0,55—0,58 мм в диаметре. Пищевод трубковидный, короткий, 0,14 мм длины. Ветви кишечника простые, трубковидные, заканчиваются слепо на расстоянии 0,33—0,475 мм от заднего конца тела червя. Развилок кишечника находится приблизительно посередине между ротовой и брюшной присосками. Экскреторный пузырь трубковидной формы. Экскреторное отверстие расположено медианно в заднем конце тела паразита. Желточники, яичник и семенники лежат компактно между ветвями кишечника вблизи заднего края брюшной присоски, довольно далеко от заднего конца тела червя. Семенники крупные, фестончато-лопастные, расположены кзади от брюшной присоски, желточников и яичника, наискось, один позади другого. Передний семенник лежит тотчас же кзади от левого желточника, возле левой кишечной ветви. Задний семенник находится кзади от яичника, возле правой кишечной ветви. Семенники более или менее одинаковые, размером 0,47—0,61 × × 0,28—0,35 мм. Мужской концевой половой аппарат представлен овальным семенным пузырьком, размером 0,13 × 0,065 мм, лежащим возле переднего края брюшной присоски; имеется простатическая часть. Половое отверстие расположено медианно, недалеко от переднего края брюшной присоски. Желточники парные, пельнокрайные, овальные, лежат возле заднего края брюшной присоски, впереди яичника и левого семенника. Длинной осью желточники расположены перпендикулярно или под небольшим углом к длинной оси тела червя. Яичник цельнокрайный, овальный, расположен между правым желточником и задним семенником, возле правой кишечной ветви. Размер яичника 0,265—0,3 × 0,2—0,255 мм. Лауреров канал имеется. Матка расположена кзади от брюшной присоски, между ветвями и кнаружи от ветвей кишечника. Яйца овальной формы, размером 0,026—0,028 × 0,016—0,018 мм.

Литература: Bhalerao, 1937, стр. 104—106.

Phyllodistomum (*Microlecithus*) *solidum* Rankin, 1937

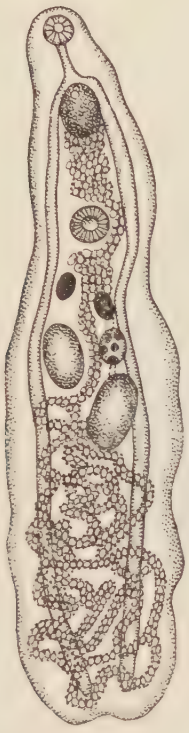
(Рис. 114 и 114а)

Хозяин: хвостатая амфибия (*Desmognatus fuscus fuscus* из сем. *Pletodontidae*).

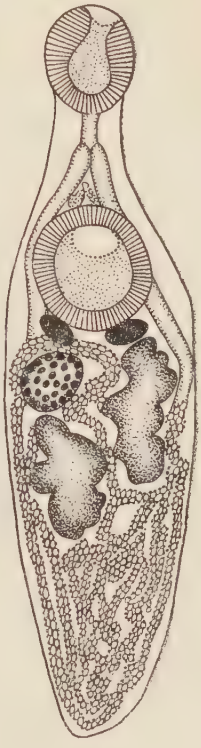
Локализация: мочевой пузырь.

Место обнаружения: США (Северная Каролина).

Описание вида (по Ренкину, 1937). Форма тела паразита яйцевидно-овальная, с заостренными передним и задним концами. Кпереди от брюшной присоски тело червя сужено, кзади от брюшной присоски расширено. Тело паразита уплощено в дорзо-вентральном направлении.



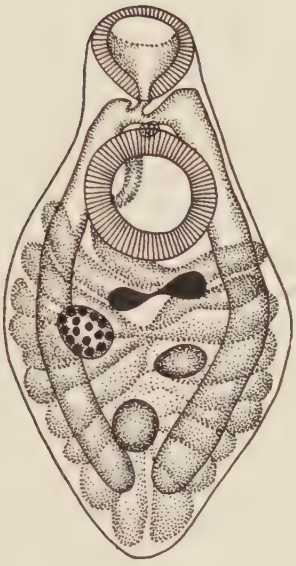
112



113

112. *Phyllodistomum* (*Microlecithus*) *marimum* Layman, 1930 (по Ляйману, 1930)

113. *Phyllodistomum* (*Microlecithus*) *shandrai* Bhalerao, 1937 (по Балерао, 1937)



114

114. *Phyllodistomum* (*Microlecithus*) *solidum* Rankin, 1937 (по Ренкину, 1937).

Кутикула гладкая. Длина червя 1,82—2,67 мм: наибольшая ширина в задней, расширенной части тела, на уровне яичника 0,76—1,27 мм. Ротовая присоска округлой формы, размером 0,38—0,47 × 0,38—0,48 мм. Брюшная присоска расположена вблизи ротовой, 0,44—0,58 мм длины и 0,51—0,56 мм ширины. Пищевод короткий, трубковидный, 0,01—0,05 мм длины. Ветви кишечника простые, трубковидные, дугообразно изогнутые, немного не доходят до заднего конца тела паразита. Развилок кишечника находится в узком пространстве посредине между ротовой и брюшной присосками. Желточники, яичник и семенники лежат разреженно в задней, расширенной части тела червя, между ветвями кишечника, кзади от брюшной присоски. Семенники неправильно-овальной формы, цельнокрайные, расположены в задней части тела червя, ближе к заднему концу, кзади от желточников и яичника, несколько наискось один позади другого. Оба семенника небольших размеров, почти одинаковые. Половое отверстие находится позади развилка кишечника, на переднем крае брюшной присоски. Желточники не совсем правильной овальной, скорее даже грушевидной формы, расположены между задним краем брюшной присоски, яичником и передним семенником. По величине они несколько меньше семенников. Яичник овальной формы, цельнокрайный, лежит возле кишечной ветви сбоку и кзади от желточников и наискось кпереди от семенников. Размер яичника 0,04—0,28 мм длины и 0,16—0,28 мм ширины. Матка находится кзади от брюшной присоски. Петли матки лежат между кишечными ветвями, но частично заходят и кнаружи от кишечных ветвей. Яйца овальные, размером 0,0304 × 0,0224 мм.

Церкарий. При исследовании 57 двустворчатых моллюсков *Pisidium abditum*, Гудчайлд (Goodchild, 1939) обнаружил церкариев, которых назвал по их конической форме *Cercaria conica*. Эти церкарии были найдены в штате Нью-Йорк в США. Спустя год в Journ. Parasitology, 1940 (Suppl.) появилась небольшая заметка, в которой ранее описанный Гудчайлдом церкарий отнесен к *Phyllodistomum* (*Microlecithus*) *solidum* Rankin, 1937.

Размер церкария вместе с хвостом 2,0—2,7 мм длины. Хвост цилиндрический, тупо закруглен на заднем конце. В передней, расширенной части хвоста расположены многочисленные крупные клетки с пузыревидным ядром. Вблизи задней стенки камеры находится группа мелких клеток. Мышечные волокна длинные, расположены пучками. В переднем конце церкария находится камера. Размеры камеры 0,21—0,23 × 0,15—0,26 мм. Камера снабжена отверстием, открывающимся наружу в переднем конце церкария. Внутри камеры находится собственно церкарий. Тело последнего яйцевидной формы, размером 0,15—0,23 ×0,10—0,15 мм. По краям тела церкария расположены бугорки в количестве 11 с каждой стороны. Бугорки имеются также на ротовой и 6 на внутреннем крае брюшной присоски. Последние более крупные, чем все остальные. Волоски имеются на ротовой и брюшной присосках, но на брюшной присоске они находятся только на внутреннем крае. Ротовая присоска овальной формы, размером 0,04—0,05×0,05—0,06 мм. Брюшная присоска очень крупная, расположена в задней половине тела церкария; форма ее овальная, вытянутая в поперечном к длинной оси тела червя направлении. Размер брюшной присоски 0,045—0,055×0,05—0,06 мм. Ротовое отверстие узкое, вытянутое в поперечном направлении к длинной оси тела церкария, 0,015— 0,02 мм ширины. Пищевод трубковидный. Ветви кишечника простые, трубковидные, слепо заканчиваются вблизи заднего конца тела церкария. Развилок кишечника находится вблизи

переднего края брюшной присоски. Экскреторное отверстие находится в заднем конце тела червя. Экскреторный пузырь трубковидный, простирается до зачатковых половых желез. Стенки экскреторного пузыря состоят из одного ряда высоких клеток. Выносящие экскреторные сосуды на уровне брюшной присоски разделяются на переднюю и заднюю ветви. Стилет с толстой рукояткой и коротким крылом. Стилетовые железы в количестве 17 клеток, расположены на переднем крае брюшной присоски.

Литература: Rankin, 1937, стр. 29—42; Goodchild, 1939, стр. 179—184; Goodchild, 1940, стр. 36; Groves, 1943, стр. 59—86; Groves, 1945, стр. 112—132.

Подрод *Vitellarinus* (Zmeev, 1936) Pigulevsky, 1952

Диагноз подрода

Phyllodistomum. Трематоды ланцетовидной, более или менее вытянутой формы тела. Резкого разделения на переднюю узкую и заднюю дисковидную части тела у представителей данного подрода не наблюдается. Фиксаторный аппарат представлен двумя присосками, расположенными в передней трети или передней четверти тела червя. Пищеварительная система состоит из пищевода и двух простых трубковидных ветвей кишечника, слепо заканчивающихся на разном расстоянии от заднего конца тела червя, но не слишком далеко кпереди от него. Экскреторное отверстие расположено в заднем конце тела червя. Экскреторный пузырь длинный, трубковидный. Яичник цельнокрайный, овальный или лопастной, расположен большей частью по диагонали кпереди от переднего семенника, реже лежит на одном уровне с передним семенником. Желточники лопастные. Семенники неправильно-овальные или лопастные, лежат по диагонали один позади другого или медианно один за другим. Матка находится позади брюшной присоски, между ветвями и кнаружи от ветвей кишечника.

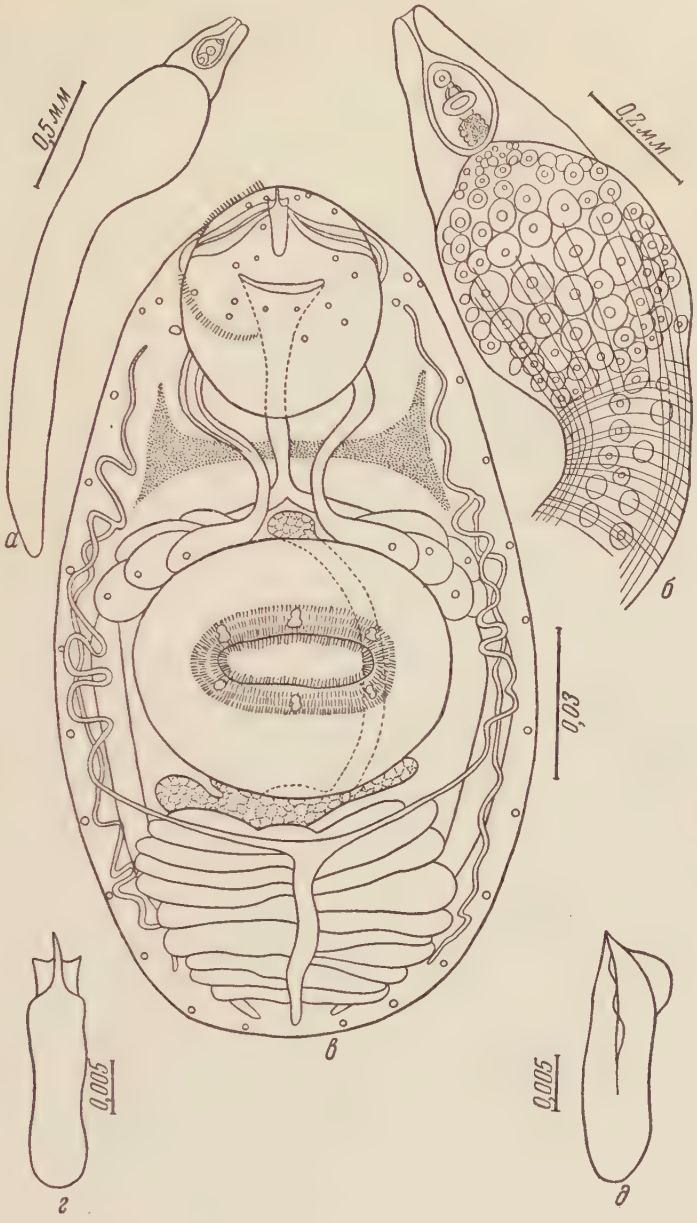
Характерная особенность представителей этого подрода — ланцетовидная, более или менее вытянутая форма тела червя и лопастные, а не цельнокрайные желточники.

Паразиты почек, мочеточников и мочевого пузыря (пищевода?) рыб и амфибий Европы, Азии и Северной Америки.

Типичный вид: *Phyllodistomum* (*Vitellarinus*) *americanum* Osborn, 1903.

Таблица для определения видов подрода *Vitellarinus* (Zmeev, 1936)

1 (8). Задняя часть тела червя сильно вытянута.
2 (5). Брюшная присоска меньше ротовой.
3 (4). Яичник расположен на уровне переднего семенника . . . . . *Phyllodistomum* (*Vitellarinus*) *orientale* Achmerow, 1941.
4 (3). Яичник расположен не на уровне, а кпереди от переднего семенника . . . . . *Phyllodistomum* (*Vitellarinus*) *markevitschi* Pigulevsky, 1953
5 (2). Брюшная присоска равна или крупнее ротовой.
6 (7). Желточники гроздевидные . . . . . *Phyllodistomum* (*Vitellarinus*) *conostomum* Nybelin, 1926.
7 (6). Желточники не гроздевидные, а глубоколопастные или пальцевидные . . . . . *Phyllodistomum* (*Vitellarinus*) *elongatum* Nybelin, 1926.



114а

114а. *Phyllodistomum* (*Microlecithus*) *solidum* Rankin, 1937 (= *Cercaria conica* Goodchild, 1939) (по Гудчайлду, 1939)

а— общий вид церкария; *б* — камера и олива хвоста церкария; *в* — церкарий, извлеченный из камеры; *г* и *д* — стилеты с дорзальной и латеральной стороны

8 (1). Задняя часть тела червя не сильно вытянута.
9 (10). Семенники расположены по диагонали, один позади другого . . . . . *Phyllodistomum* (*Vitellarinus*) *skrjabini* Pigulevsky, 1953.
10 (9). Семенники расположены не по диагонали, а медианно один за другим . . . . . *Phyllodistomum* (*Vitellarinus*) *americanum* Osborn, 1903.

Phyllodistomum (*Vitellarinus*) *americanum* Osborn, 1903

(Рис. 115)

Хозяин: аксолотль (*Amblystoma punctatum* из подсем. *Amblystomatinae*).
Локализация: мочевой пузырь.
Место обнаружения: США (штат Миннезота).

Описание вида (по Осборну, 1903). Форма тела паразита ланцетовидная, с сильнее заостренным задним, чем передним, концом. Тело уплощено в дорзо-вентральном направлении. Кутикула гладкая. Длина червя 3,5 мм; наибольшая ширина в задней, расширенной части тела, 1,4 мм. Ротовая присоска не совсем правильной округлой формы. Брюшная присоска крупнее ротовой; она овальной формы. Размеров присосок Осборн не приводит. В сводной таблице видов рода *Phyllodistomum* Льюис (1935) для *Ph. americanum* приводит следующие размеры: для ротовой присоски 0,402 мм в диаметре, а для брюшной — 0,482 мм. Соотношение размеров ротовой и брюшной присосок, как 1 : 1,19. Пищевод более или менее короткий, трубковидный. Ветви кишечника также простые, трубковидные, слепо заканчиваются в заднем конце тела червя. Развилок кишечника посередине между ротовой и брюшной присосками. Семенники расположены вблизи заднего конца тела червя, один впереди другого. Форма их неправильно-лопастная; особенно глубокие лопасти у переднего семенника. Мужской концевой половой аппарат представлен семенным пузырьком, лежащим возле переднего края брюшной присоски, и находящейся впереди пузырька простатической частью. Мужское и женское половые отверстия расположены рядом, посередине между развилком кишечника и передним краем брюшной присоски. Желточники лопастные, расположены между ветвями кишечника, яичником и брюшной присоской. Яичник также лопастной, по форме и величине почти такой же, как и желточники. Расположен между передним семенником и желточниками. Размеры его, по Льюису (1935), 0,244 × 0,252 мм. Лауреров канал имеется. Петли матки расположены в задней, расширенной части тела червя, кзади от брюшной присоски, между ветвями кишечника. Яйца скорее округлой, чем овальной, формы, размером 0,052 × 0,050 мм.

Литература: Osborn, 1903, стр. 252—258; Lewis, 1935, стр. 103—117.

Phyllodistomum (*Vitellarinus*) *conostomum* (Olsson, 1876)

Синонимы: *Fasciola umblae* Fabricius, 1780; *Distoma umblae* (Fabricius, 1780) *Zeder*, 1803; *Distoma seriale* Rudolphi, 1808; *Distoma conostomum* Olsson, 1876; *Spathidium* (?) *conostomum* (Olsson, 1876) Looss, 1899; *Phyllodistomum* (?) *conostomum* (Olsson, 1876) Odhner, 1902

(Рис. 116)

Хозяева: лососевые рыбы (*Coregonus lavaretus, C. albula, C. albula ladogensis, C. lavaretus baeri, C. lavaretus lavaretoides, C. lavaretus pidschian, C. muksun, C. peled, C. nasus, C. sardinella, C. maraena* (?), *Salmo*

salar, S. trutta fario, Stenodus leucichthys nelma из сем. *Salmonidae*); харнусовые рыбы (*Thymallus thymallus, Thymallus arcticus* из сем. *Thymallidae*).

Локализация: почки, мочеточник, мочевой пузырь (?), пищевод (?).

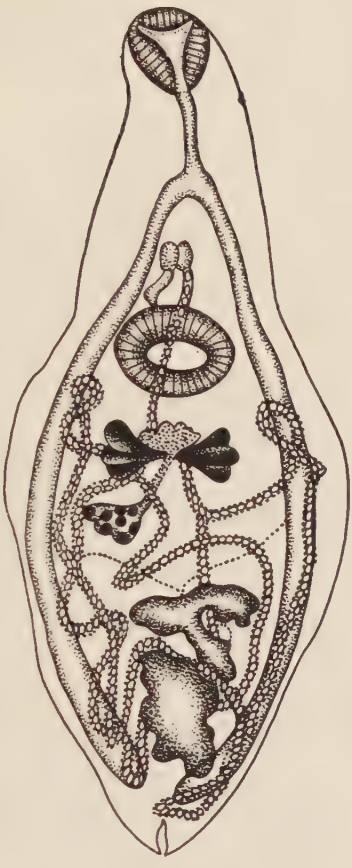
Места обнаружения: Швеция, Германия, СССР (Северная Двина, Печора, Ладожское и Онежское озера, Белое море, Обь, Иртыш, Енисей, Лена, Телецкое озеро).

Историческая справка. Паразита этого вида, как полагает Нибелин (1926), наблюдали еще Фабрициус (Fabricius, 1780, 1794) и Гмелин (Gmelin, 1790), которые описали его под именем *Fasciola umblae*. Позже, повидимому, тот же вид был описан Цедером (Zeder, 1803) под названием *Distoma umblae*. Затем Рудольфи (1808, 1809, 1819) и Дюжарденом (1845) вид этот был переименован в *Distoma seriale*, а Дизингом (Diesing, 1850) в *Distomum seriale*.

Однако описания эти недостаточны и в большинстве случаев не иллюстрированы рисунками, благодаря чему не представляется возможным с точностью установить вид паразита, о котором шла речь в работах Фабрициуса, Гмелина и Цедера. Поэтому Нибелин упоминает о них среди синонимов *Ph. conostomum* (Olss.) под знаком вопроса. Необходимо отметить, что паразит, описанный Фабрициусом, Гмелином и Цедером был обнаружен в Западной Европе у гольца *Salvelinus alpinus*, не числящегося среди хозяев *Ph.* (*Vit.*) *conostomum* (Olss., 1876). Впервые *Ph.* (*Vit.*) *conostomum* был описан более или менее точно Олссоном (Olsson, 1876) под именем *Distoma conostomum*. Олссон приводит следующую характеристику своего нового вида: «Тело невооруженное, плоское, булавовидное, шея (передняя часть тела червя.— *С. П.*) вытянутая, тонкая. Рот расположен терминально. Брюшная присоска находится в передней части тела червя, несколько возвышается в виде конуса над телом паразита; ротовое отверстие небольшое, круглое. Фаринкс вытянутый (фаринкс Олссоном указан ошибочно.— *С. П.*), пищевод небольшой; ветви кишечника заканчиваются недалеко от заднего конца тела червя. Желточных желез две; они не велики, находятся вблизи брюшной присоски. Семенников два, четырехлопастные, лежат раздельно друг от друга между петлями матки. Яичник меньше семенников, лопастной. Семенной пузырек находится между брюшной присоской и развилком кишечника. Экскреторные сосуды не видны. Длина паразита 5 мм; ширина 1,5 мм (Olsson, 1876).

Паразитирует у *Coregonus oxyrrhinchus* и *Coregonus maraena* (?) в пищеводе (?). Размер ротовой присоски, по данным Олссона, 0,38 мм; размер брюшной присоски 0,44 мм; диаметр желточников 0,21 мм. Размер яиц 0,041 × 0,027 мм. Указания Олссона на обнаружение взрослого половозрелого паразита в пищеводе рыбы сомнительно. Также сомнительно указание этого автора на распространенного в озерах восточной Германии *Coregonus maraena*, как хозяина *Ph.* (*Vit.*) *conostomum*, так как в Швеции, где производил свои исследования Олссон, обычно наблюдается другой вид *Coregonus lavaretus*.

После Олссона этот вид под тем же названием был описан в Германии Брауном (Braun, 1892). Установив новый род *Spathidium*, Лоосс отнес к нему и вид Олссона *Spathidium conostomum*. Однако в том же году, но несколько ранее Лоосса, Браун описал свой новый род *Phyllodistomum*, благодаря чему лооссовский род *Spathidium* был сведен в синоним брауновского рода. В связи с этим Однер (1902) и сам Лоосс (1902) переименовали олссоновский вид в *Phyllodistomum conostomum* (Olsson, 1876).



115

115. *Phyllodistomum* (*Vitellarinus*) *americanum* Osborn, 1903
(по Осборну, 1903)

Спустя 50 лет после Олссона в той же Швеции *Ph.* (*Vit.*) *conostomum* был вновь обнаружен Нибелином (1926) в мочеточниках сига (*Coregonus lavaretus*) близ Упсалы. Этот вид был неоднократно обнаружен также в различных северных районах Советского Союза. Так, этот паразит был обнаружен Маркевичем (1934) у озерного проходного сига в Ладожском озере близ Монтинсаари; Догель и Петрушевский (1935) констатировали его у мальков семги в Белом море; Дубинин (1936) нашел его у хариуса в Северной Двине; Петрушевский (1940) — у ряпушки и сига в Онежском озере, близ селения Шала. Бауер (1946) указывает на обнаружение *Ph.* (*Vit.*) *conostomum* у ряпушки в Онежском и Ладожском озерах, где зараженность рыб достигала 53%, а также у лососевых рыб р. Енисея, зараженных до 6%.

Более подробные сведения о зараженности *Ph.* (*Vit.*) *conostomum* рыб р. Енисея Бауер (1948) приводит в другой своей работе. «Сиги и хариус,— сообщает автор,— заражены этим специфическим для них видом, но лишь в нижнем течении Енисея. Самым южным пунктом, где он был обнаружен, оказалось Б. Имбатское, хотя речной сиг, тугун и хариус подверглись вскрытию и южнее этого пункта. Зараженными оказались ряпушка (6%), муксун (19,2%), нелядь (14,5%), чир (14%), сиг (18,5%) и хариус (3%).

Интересно отметить, что придонные рыбы (чир, сиг, отчасти муксун) заражены были значительно сильнее, чем рыбы пелагические (ряпушка, хариус). Тугун и омуль вообще не были заражены.

Это можно, скорее, объяснить тем, что промежуточного хозяина сосальщика по аналогии с *Ph. jolium* следует искать среди пластинчатожаберных, но не среди семейства *Unionidae*, в придельтовом участке не встречающихся, а среди *Sphaeriidae*, которые заходят в дельту и являются важным объектом питания бентофагов» (Бауер, 1948). У рыб р. Лены Бауер (1948) обнаружил этого паразита у ряпушки, чира, муксуна, проходного и речного сигов. Петрушевский и Бауер (1948) в своей работе приводят данные о зараженности *Ph.* (*Vit.*) *conostomum* лососевых рыб рр. Оби, Иртыша, Енисея, Лены и Телецкого озера. В Телецком озере этот паразит был обнаружен С. Д. Титовой (1947) у сибирского сига и хариуса. Что касается рр. Оби и Иртыша, то, согласно данным Петрушевского, Мосевича и Щупакова (1948), *Phyllodistomum conostomum* был встречен у всех рыб, за исключением тугуна и омуля. Эта специфичная для лососевых трематода паразитирует в почках и мочеточниках, встречаясь иногда в количестве до 100 экземпляров. Процент заражения не превышал 39. Зараженность отдельных видов рыб была, по данным Петрушевского, Мосевича и Щупакова, у нельмы 10%, сибирской ряпушки 39%, у щокура (чира) 6,6%, у пыжьяна 33,3%, муксуна 6—20% и, наконец, нелядь оказалась зараженной на 33,3%. Обследование рыб производилось в Тобольске, где нельма оказалась зараженной до 10%, при интенсивности инвазии один паразит у одного хозяина; в Новом Порту сибирская ряпушка заражена на 32,6%; в Самарово зараженность нелядей составляет 33,3%; чир близ Салехарда заражен на 6,6%, при интенсивности инвазии 6—7 паразитов у одного хозяина; пыжьян близ Салехарда заражен на 33,3%, при интенсивности инвазии 27 паразитов у одного хозяина; наконец, муксун близ Нарыма заражен до 20% при интенсивности инвазии 8—200 паразитов у одного хозяина. У лососевых рыб Ладожского озера близ Новой Ладоги, Сальми и р. Лисье Барышевой (1949) этот вид был обнаружен у озерной ряпушки и сига, со средней зараженностью от 13 до 60%, при интенсивности инвазии от 2 до 14 паразитов у одного хозяина, Сыборской (1947), обнаружившей

этот вид у хариусов р. Печоры с зараженностью рыб от 2 до 11%, и мною у сигов и ряпушки в Ладожском озере. Патогенное значение *Ph.* (*Vit.*) *conostomum* для лососевых рыб не изучено.

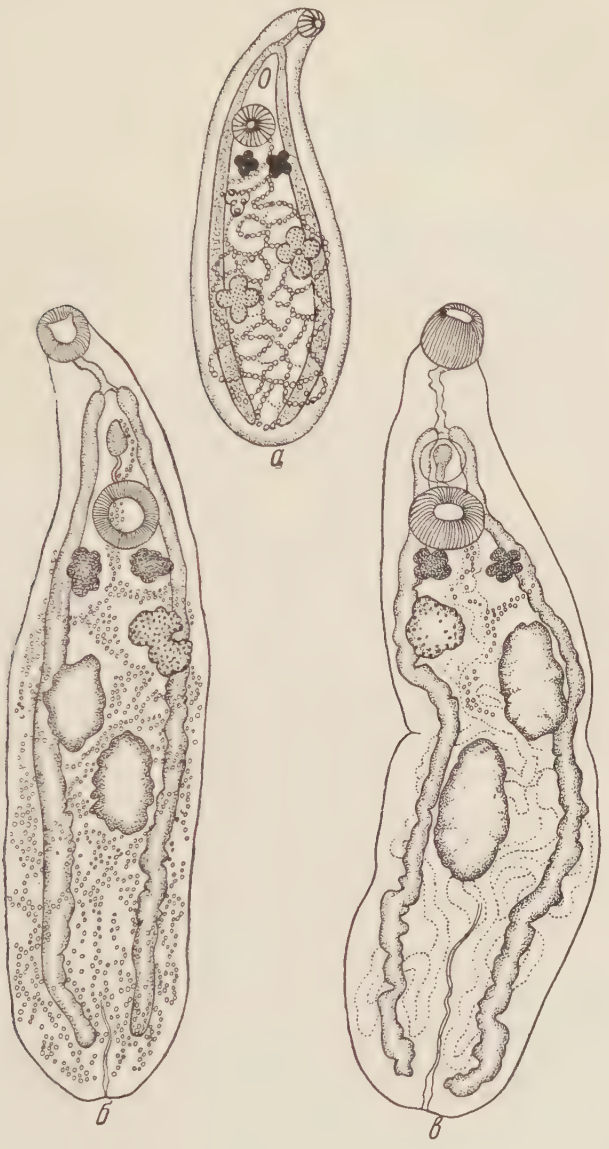
Описание вида. Форма тела паразита ланцетовидная, сильно вытянутая. Кпереди от брюшной присоски тело червя сужено и вытянуто наподобие конуса. Кзади от брюшной присоски тело червя равномерно расширено, сильно вытянутой эллипсоидной формы и уплощено в дорзовентральном направлении. Кутикула гладкая. Длина паразита 3—5,5 мм; наибольшая ширина в задней, расширенной части тела 0,8—1,6 мм. Ротовая присоска круглая или овальная, размером 0,20—0,32 × 0,24—0,34 мм.

Брюшная присоска также круглая или овальная, расположена чаще в передней четверти, реже в передней трети тела червя, крупнее ротовой, размером 0,26—0,39 × 0,29—0,44 мм. Соотношение размеров ротовой и брюшной присосок, по моим измерениям, как 1 : 1,25; 1 : 1,3; по данным Нибелина (1926) — как 7 : 10; 4 : 5. Пищевод трубковидный, сравнительно тонкий, нередко слегка извитой, 0,18—0,37 мм длины. Ветви кишечника трубковидные, более или менее прямые или слегка извитые, немного не доходят до заднего конца тела червя. Развилок кишечника расположен ближе к ротовой, чем к брюшной, присоске. Экскреторное отверстие лежит дорзально в заднем конце тела червя. Экскреторный пузырь длинный, трубковидный, с очень узким, щелевидным просветом, слегка извитой, простирается между задним концом тела червя и передним краем яичника.

Яичник, желточники и семенники лежат поодаль друг от друга, позади брюшной присоски, между ветвями кишечника. Семенники овальной формы, слабо- или глубоколопастные, расположены по диагонали, один позади другого. Оба семенника вытянуты по длинной оси тела червя. Передний семенник несколько меньших размеров, чем задний, лежит наискось, кзади от яичника и удален на значительное расстояние кзади от желточника. Задний семенник находится далеко кзади от яичника и далеко кпереди от заднего конца тела червя. Оба семенника крупные, значительно превосходят по величине яичник. Размер переднего семенника 0,23—0,48 × 0,27—0,74 мм, заднего 0,24—0,56 × 0,31—0,82 мм. Овальный семенной пузырек лежит почти посередине между передним краем брюшной присоски и развилком кишечника. Половое отверстие находится значительно ближе к развилку кишечника, чем к брюшной присоске. Яичник лопастной, расположен позади желточника, наискось и кпереди от переднего семенника. Размер яичника 0,18—0,32 × 0,25—0,41 мм.

Желточники гроздевидно-лопастные, находятся возле заднего края брюшной присоски. Оба желточника более или менее одинакового размера — 0,12—0,24 × 0,16—0,26 мм. Тельце Мелиса круглое, небольших размеров, расположено посередине между желточниками. Матка находится позади брюшной присоски, между ветвями и кнаружи от ветвей кишечника. Многочисленные яйца овальной формы, с тонкой желтого или желто-бурого цвета оболочкой. Размер незрелых яиц 0,022—0,024 × 0,032—0,036 мм, зрелых — 0,032—0,033 × 0,046—0,055 мм.

Спорогония не изучена; имеется лишь предположение Бауера (1948), что промежуточными хозяевами для данного вида паразита являются моллюски из семейства *Sphaeriidae*. Помимо этого, Бауер (1948) высказывает предположение о возможном цикле развития *Ph.* (*Vit.*) *conostomum* (Olsson, 1876).



116

116. *Phyllodistomum* (*Vitellarinus*) *conostomum* (Olsson, 1876)

а— марита (по Олссону, 1876); *б* — марита (по Пигулевскому, 1953); *в* — старая особь (по Пигулевскому, 1953)

«В начале лета,— сообщает Бауер,— в мочеточниках сиговых попадались лишь неполовозрелые, мелкие, а в сентябре крупные, битком набитые яйцами экземпляры сосальщиков. Это говорит за то, что заражение наступает весной; осенью, вероятно, паразиты после продуцирования яиц гибнут» (Бауер, 1948). Если предположение Бауера подтвердится изучением цикла развития паразита, то процесс спорогонии должен был бы происходить в зимне-весенний период. Начало спорогонии, таким образом, совпадало бы с периодом нерестования у большинства сигов в октябре — декабре.

Маритогония у *Phyllodistomum* (*Vitellarinus*) *conostomum* (Olsson, 1876) происходит следующим образом. Проглоченные рыбой инцистированные паразиты выходят из цисты в пищеварительном тракте хозяина и достигают затем почек и мочеточников, где и происходит их дальнейшее развитие до половозрелых особей. Циста паразита овальной формы, размером 0,50 × 0,58—0,62 мм. Стенка цисты толстая, слегка слоистая, светложелтого цвета, прозрачная. Внутри цисты находится паразит в свернутом состоянии, который лежит неподвижно. После разрушения стенок цисты освобожденный паразит начинает усиленно двигаться. Форма тела паразита, извлеченного из цисты, яйцевидная вытянутая. Длина паразита 0,78—0,84 мм; наибольшая ширина 0,26 мм. Ротовая присоска круглая, 0,112 мм в диаметре. Брюшная присоска также круглая, расположена в передней половине тела червя, 0,140 мм в диаметре. Пищевод трубковидный, тонкий, 0,06 мм длины. Ветви кишечника толстые, слегка морщинистые, доходят до заднего конца тела червя. Развилок кишечника расположен несколько ближе к ротовой, чем к брюшной, присоске. Экскреторное отверстие лежит дорзально, в заднем конце тела паразита. Экскреторный пузырь расположен между яичником и задним концом тела червя, медианно между ветвями кишечника. Просвет пузыря у различных паразитов не одинаков: у одних более широкий, у других узкий. Яичник, желточники и семенники расположены компактно позади брюшной присоски. Семенники лежат на кишечных ветвях по диагонали, один позади другого, по бокам от экскреторного пузыря. Передний семенник расположен по диагонали против яичника. Задний семенник находится сзади от яичника, недалеко от заднего конца тела червя. Размеры переднего семенника 0,06—0,12 × 0,08—0,14 мм, заднего — 0,07—0,16 × × 0,09—0,22 мм. Оба семенника неправильно-овальной формы. Яичник овальной формы, находится вплотную позади желточников; его размер 0,05—0,11 × 0,06—0,14 мм. Желточники не совсем правильной овальной формы, расположены возле заднего края брюшной присоски. Размер желточников 0,02—0,04 × 0,04—0,08 мм. Матка не развита.

У молодых паразитов, длиной 1,02—1.20 мм и шириной 0,38—0,44 мм форма тела вытянутая, грушевидная. Ротовая присоска круглая, 0,14—0,18 мм в диаметре. Брюшная присоска, расположенная в передней половине тела червя, круглая или овальная, размером 0,15—0,18 × 0,15—0,20 мм. Пищевод тонкий, трубковидный, 0,08—0,10 мм длины. Ветви кишечника простые трубковидные, толстые, доходят почти до заднего конца тела червя. Развилок кишечника находится несколько ближе к ротовой, чем к брюшной, присоске. Экскреторный пузырь длинный, тонкий, трубковидный, слегка извитой. Яичник, желточники и семенники расположены компактно, позади брюшной присоски. Семенники слабо-лопастные, лежат по диагонали, один позади другого. Передний семенник находится наискось против яичника, задний — позади яичника, недалеко от заднего конца тела червя. Оба семенника лежат частично на кишечных

ветвях. Размер переднего семенника 0,18 × 0,22 мм, заднего — 0,19—0,20 × 0,24 мм. Яичник неправильно-овальной формы, с небольшими лопастями, расположен тотчас же позади желточника; его размер 0,14—0,18 × 0,18—0,19 мм. Желточники овальной формы, с небольшими лопастями, находятся возле заднего края брюшной присоски; их размер 0,06—0,09 × 0,10—0,14 мм. Матка развита слабо: имеется только нисходящая петля; у разного возраста паразитов она разной длины.

У паразитов длиной 2,46 мм и шириной 0,80 мм, форма тела сильно вытянута, грушевидная. Ротовая присоска круглая или овальная, размером 0,20 × 0,24 мм. Брюшная присоска, расположенная в передней трети тела, овальная, размером 0,24 × 0,32 мм. Пищевод тонкий, слегка извитой, 0,11 мм длины. Семенники лопастные, расположены наискось, один позади другого, между ветвями кишечника. Передний семенник лежит наискось кзади от яичника. Задний семенник находится посередине между яичником и задним концом тела червя. Размер переднего семенника 0,26 × 0,27 мм, заднего — 0,24 × 0,31 мм. Яичник лопастной, лежит позади желточника, размером 0,21 × 0,29 мм. Желточники гроздевидно-лопастные, размером 0,14 мм в диаметре. Матка расположена в задней части тела червя, позади брюшной присоски, между ветвями и кнаружи от ветвей кишечника.

В процессе маритогонии у паразитов данного вида чрезвычайно сильно увеличивается задняя часть тела, где развиваются многочисленные петли матки. Это особенно заметно при сравнении передней и задней частей тела червя у молодых и более зрелых особей; у молодых — передняя и задняя части тела почти равны; у червей, по величине и развитию стоящих ближе к половозрелым, задняя часть тела превышает переднюю в 1,5—2,5—3 раза, тогда как у взрослых половозрелых паразитов задняя часть тела превышает переднюю в 3—5 раз. Подобное обстоятельство связано с сильным развитием матки и обильной продукцией яиц. Соотношение размеров ротовой и брюшной присосок остается почти неизменным на всем протяжении маритогонии, причем брюшная присоска не отличается и мощностью развития мускульного слоя. По всей вероятности, половозрелый паразит с переполненной яйцами маткой не удерживается в мочевых путях рыб и выбрасывается наружу, где и погибает. За это обстоятельство говорит и то, что находки паразитов с опорожненной маткой и лизисом семенников, яичника и желточников, оказались исключительно редкими.

Литература: Rudolphi, 1808; Rudolphi, 1809; Rudolphi, 1819; Dujardin, 1845, стр. 310; Diesing, 1850; Olsson, 1876, стр. 17—18; Braun, 1892, стр. 461—463; Looss, 1899; Looss, 1902; Odhner, 1902, стр. 66—67; Odhner, 1911, стр. 237—253; Nybelin, 1926; стр. 15—18; Маркевич, 1934, стр. 39—40; Догель и Петрушевский, 1935, стр. 137—169; Lewis, 1935, стр. 103—117; Дубинин, 1936, стр. 31—48; Bhalerao, 1937, стр. 107—109; Петрушевский, 1940, стр. 143, 164—165; Бауер, 1946, стр. 13; Бауер, 1948, стр. 116, 163, 166, 169, 172; Петрушевский и Бауер, 1948, стр. 224, 229; Петрушевский, Мосевич и Щупаков, 1948, стр. 69, 70, 74, 145, 147, 148, 149; Барышева, 1949, стр. 6.

Phyllodistomum (*Vitellarinus*) *elongatum* Nybelin, 1926

(Рис. 117)

Хозяева: карповые рыбы (*Aspius aspius*, *Alburnus alburnus*, *A. charusini*, *A.* (*Chalcalburnus*) *chalcoides*, *Abramis brama*, *A. sopa*, *A. ballerus*, *Blicca björkna*, *Barbus brachicephalus*, *Barbus caspius*, *Carassius carassius*, *Cyprinus carpio*, *Chondrostoma nasus borysthenicus*, *Leuciscus leuciscus*,

L. baicalensis, L. cephalus, L. idus. Pelecus cultratus, Rutilus rutilus, R. rutilus fluviatilis, R. rutilus lacustris, R. rutilus heckelii, R. rutilus caspicus, R. frisii kutum, Scardinius erythrophthalus, Tinca tinca, Vimba vimba, Vimba vimba persa).

Локализация: мочеточники (неполовозрелые особи паразитов найдены также в кишечнике).

Места обнаружения: Швеция — Упсала; Финляндия; СССР — Невская губа, р. Нева, Ладожское озеро, Онежское озеро, озера Ленинградской области, Пестово, р. Западная Двина, р. Днепр, Рыбинское водохранилище, р. Волга, оз. Дривяты (Белорусская ССР), оз. Рушени (Латвийская ССР), р. Дунай, Черное море, Азовское море, Каспийское море, Аральское море, рр. Обь, Иртыш, Енисей, Барабинские озера, Чархал.

Историческая справка. Впервые этот паразит был обнаружен в мочеточниках линя и леща Нибелином (1926) близ Упсалы в Швеции. Характерными особенностями нового вида, по данным Нибелина, являлись сравнительно узкая и сильно вытянутая задняя часть тела червя; небольшие размеры брюшной присоски, соотношение размеров брюшной и ротовой присосок, как 1 : 1, 10 : 9 и лопастные, с лопастями в виде пальцев, желточники. Ввиду того, что найденный паразит по вышеперечисленным признакам отличался от всех остальных филлодистом, Нибелин выделил его в новый вид.

Однако раньше Нибелина этот вид, повидимому, наблюдал еще Яскелайнен (Jääskelainen, 1921), обнаруживший его у густеры в Ладожском озере. По данным Яскелайнена, зараженность рыб этим видом была равна 20%, при интенсивности инвазии по 26 паразитов у одного хозяина. Описанный Нибелином вид был признан позже Льюисом (1935) и Балерао (1937). В пределах СССР *Ph.* (*Vit.*) *elongatum* Nybelin, 1926 за последние 20 лет был обнаружен в различных районах страны. При изучении паразитофауны рыб Невской губы Догель и Петрушевский (1933) обнаружили этого паразита у плотвы, зараженной до 19,8%, у густеры, зараженной до 7%, при интенсивности инвазии до 2 паразитов у одного хозяина, у леща, зараженность которого достигала 13%, при интенсивности инвазии до 10 паразитов у одного хозяина и у сырти, зараженной до 7%, при интенсивности инвазии — 1 паразит у одного хозяина. Догель и Быховский (1934) при изучении фауны паразитов рыб Аральского моря нашли *Ph.* (*Vit.*) *elongatum* у белоглазки, зараженной до 33%, и карпа, зараженного до 13%.

В озерах Ленинградской области Маркевич (1934) отметил этого паразита у плотвы, густеры и леща. Быховский (1936) обнаружил этого паразита у 10% ельцов в Барабинских озерах. Маркевич (1937) нашел его у лещей в оз. Юксово Ленинградской области; Малевицкая (1936)— у воблы, жереха, линя и подуста в р. Днепре. Догель и Быховский (1939) при исследовании паразитофауны рыб Тумакского промысла и острова Сара Каспийского моря нашли этого паразита у воблы, зараженной до 20—40%, при интенсивности инвазии от 1 до 15 паразитов у одного хозяина, у леща — от 6,7 до 26,7%, при интенсивности инвазии 1—4 паразита у одного хозяина, у белоглазки — 13,3—30%, при интенсивности инвазии от 1 до 20 паразитов у одного хозяина, у синца — 18,1—20%, при интенсивности инвазии — 1 паразит у одного хозяина, у карпа 60%, при интенсивности инвазии 6 паразитов у одного хозяина, у каспийского рыбца — 13,3%, при интенсивности инвазии 1—3 паразита у одного хозяина, у кутума — 50%, при интенсивности инвазии — 7—122 паразита

у одного хозяина, у жереха — 20%, при интенсивности инвазии 1—6 паразитов у одного хозяина, у красноперки — 26,7%, при интенсивности инвазии 1—5 паразитов у одного хозяина, у уклеи — 13,3%, при интенсивности инвазии 1—2 паразита у одного хозяина, у шамаи — 20%, при интенсивности инвазии 1—31 паразит у одного хозяина, у густеры — 6,7%, при интенсивности инвазии 7 паразитов у одного хозяина, у язя — 10—12,5%, при интенсивности инвазии 1 паразит у одного хозяина, у головля — 25%, при интенсивности инвазии 2 паразита у одного хозяина, у усача — 20%, при интенсивности инвазии 2—12 паразитов у одного хозяина. Быкова (1939) обнаружила *Ph.* (*Vit.*) *elongatum* у плотвы оз. Чархал. Петрушевский (1940) нашел этого паразита у язя, плотвы и леща в Онежском озере близ селения Шала; плотва оказалась зараженной до 13,2%, язь — до 12%, при интенсивности инвазии 1 паразит у одного хозяина и лещ — до 33%, при интенсивности инвазии 6 паразитов у одного хозяина. Быховская (Павловская) и Быховский (1940) обнаружили этот вид паразита у тарани, жереха, линя, уклеи леща и чехони в Ахтаринских лиманах Азовского моря (дельта р. Кубани); зараженность этих видов рыб оказалась следующей: тарань — до 20%, при интенсивности инвазии 1—3 паразита у одного хозяина, жерех — до 30%, при интенсивности инвазии 6—15 паразитов у одного хозяина, линь — до 20%, при интенсивности инвазии 3 паразита у одного хозяина, уклея — до 20%, при интенсивности инвазии 1 паразит у одного хозяина, лещ — до 26,7%, при интенсивности инвазии 1—2 паразита у одного хозяина и чехонь — до 16,6%, при интенсивности инвазии 15 паразитов у одного хозяина. У всех рыб, за исключением чехони, филлодистомы были обнаружены в мочеточниках. «Интересно отметить,— пишут авторы,— локализацию паразита у чехони, где все экземпляры находились в кишечнике; все черви были неполовозрелые. Это довольно редкое нахождение, так как в цикле жизни стадия прохождения через кишечник рыбы очень кратковременна и обычно ускользает от исследования» (Быховская и Быховский, 1940). Османов (1940) нашел этого паразита у леща в Днепре; зараженность лещей доходила до 6,66%, при интенсивности инвазии 3 паразита у одного хозяина. Бауер (1948) обнаружил *Ph.* (*Vit.*) *elongatum* у плотвы, ельца и язя р. Енисея. Отдельные виды рыб были заражены следующим образом: плотва до 2,9%, елец до 3,5% и язь до 7,3%. Интенсивность инвазии в среднем 2—3, но не свыше 7 паразитов у одного хозяина. Петрушевский, Мосевич и Щупаков (1948) сообщили о нахождении этого паразита у ельца рек Обь и Иртыш; зараженность рыб доходила до 19,8%, при интенсивности инвазии 1—3 паразита у одного хозяина. Петрушевский и Бауер (1948) в сводной работе по паразитофауне рыб Сибири, приводят в списке паразитов карповых рыб рек Оби, Иртыша и Енисея *Ph.* (*Vit.*) *elongatum* Nybelin, 1926. Малевицкая (1936) сообщила о нахождении этого паразита у синца и чехони р. Днепра. Маркевич (1949) обнаружил этого паразита у леща, густеры и плотвы р. Днепра. Зараженность рыб оказалась следующей: лещ до 28%, при интенсивности инвазии 5—8 паразитов у одного хозяина, густера до 16%, при интенсивности инвазии 3—4 паразита у одного хозяина, и плотва до 12%, при интенсивности инвазии 2—5 паразитов у одного хозяина. Барышева (1949) сообщила о нахождении *Ph.* (*Vit.*) *elongatum* у рыб Ладожского озера. Шульман (1949) нашел паразита данного вида у плотвы (зараженность — 6,6%) и ельца оз. Рушени (Латвийская ССР), а также у плотвы (зараженность 6%) Рыбинского водохранилища. Наконец, мной этот паразит обнаружен у плотвы и леща в Неве и у плотвы в Ладожском озере.

Phyllodistomum (*Vitellarinus*) *elongatum* Nybelin, 1926, как видно из приведенного выше обзора находок его в СССР, оказался далеко не редким паразитом карповых рыб. Однако, несмотря на это, патогенное значение его для рыб остается неизученным.

Описание вида. Форма тела паразита ланцетовидная, сильно вытянутая. Кпереди от брюшной присоски тело червя сужено и вытянуто наподобие конуса. Кзади от брюшной присоски тело паразита сильно вытянуто, яйцевидно-овальной формы, уплощено в дорзо-вентральном направлении. Кутикула гладкая. Длина червя 2—4,5 мм; наибольшая ширина в задней, расширенной части тела червя 0,5—0,9 мм. Нибелин (1926) приводит при описании вида значительно меньшие размеры паразита: длина — 1,65—3,5 мм, наибольшая ширина — 0,38—0,84 мм. Он также считает, что передняя часть тела составляет около $^2/_5$ общей длины паразита.

При просмотре значительного количества паразитов, мне, однако, не удалось подтвердить эти данные Нибелина. Соотношение между передней и задней частями тела у червей оказалось изменчивым. Чаще всего передняя часть тела червя была меньше задней на $^1/_3$, $^1/_4$. Ротовая присоска круглая или овальная, размером 0,16—0,34 × 0,18—0,34 мм.

По Нибелину — размер ротовой присоски 0,165—0,230 мм в диаметре. Брюшная присоска также круглая или овальная, таких же или несколько более крупных размеров, чем ротовая, 0,16—0,34 × 0,20—0,36 мм. Нибелин приводит несколько меньшие размеры, 0,165—0,250 мм в диаметре. Соотношение размеров ротовой и брюшной присоски как 1 : 1; 1 : 1,1, реже 1 : 1,2. Пищевод тонкий, трубковидный, 0,14—0,34 мм длины. Ветви кишечника простые, трубковидные, немного не доходят до заднего конца тела червя. Развилок кишечника расположен ближе к ротовой, чем к брюшной, присоске. Яичник, желточники и семенники расположены позади брюшной присоски между ветвями кишечника, сравнительно далеко друг от друга. Семенники лопастные, находятся наискось, один позади другого. Передний семенник лежит наискось, позади яичника и сравнительно далеко кзади от желточника. Задний семенник расположен далеко кзади от яичника и на разном расстоянии, но в общем более или менее далеко от заднего конца тела червя. Размеры переднего семенника 0,12—0,22 × 0,24—0,34 мм, заднего—0,18—0,24×0,28—0,36 мм.

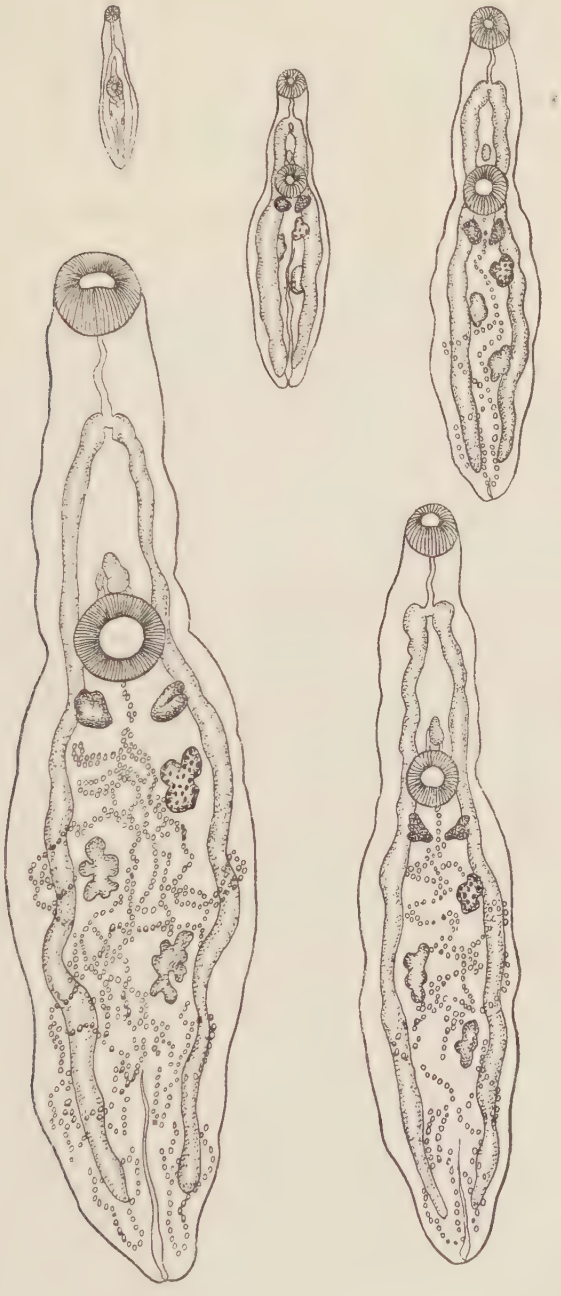
Согласно данным Нибелина, оба семенника одинаковы: 0,16—0,28 мм в поперечном сечении. Семенной пузырек небольших размеров, расположен вблизи переднего края брюшной присоски. Половое отверстие находится несколько кзади от развилка кишечника. Яичник лопастной, расположен некотором расстоянии кзади от брюшной присоски. Размер яичника 0,12—0,15 × 0,22—0,23 мм. Желточники лопастные, расположены на 0,08—0,14 × 0,11—0,22 мм. Нибелин приводит следующие размеры: яичника — 0,11—0,15 × 0,15—0,23 мм, желточников — 0,10—0,13 × × 0,08—0,14 мм. Матка расположена позади брюшной присоски между ветвями и кнаружи от ветвей кишечника. Яйца овальные, размером 0,022—0,033 мм. Зрелые яйца, заключающие мирацидия, размером — 0,033 × 0,055 мм.

Спорогония данного вида не изучена. Молодые формы паразитов в кишечнике чехони наблюдали Быховская (Павловская) и Быховский (1940). Согласно моим наблюдениям, у молодых паразитов 0,72 мм длины и 0,18 мм ширины, форма тела ланцетовидная. Тело паразита уплощено в дорзо-вентральном направлении. Кутикула гладкая. Ротовая присоска круглая

или овальная, размером 0,08 × 0,10 мм. Брюшная присоска, расположенная в передней половине тела червя, также круглая или овальная, размером 0,09 × 0,10 мм. Пищевод тонкий, трубковидный, 0,09 мм длины. Ветви кишечника толстые, доходят до заднего конца тела червя. Развилок кишечника почти посередине между ротовой и брюшной присосками. Экскреторное отверстие находится в заднем конце тела червя. Экскреторный пузырь длинный, простирается почти до яичника. Яичник, желточники и семенники расположены довольно близко друг от друга. Семенники лежат вблизи ветвей и частью на ветвях кишечника. Передний семенник расположен несколько кзади, против яичника. Задний семенник находится сравнительно далеко позади яичника. Размер переднего семенника 0,04 × 0,06 мм, заднего — 0,05 × 0,07 мм. Яичник находится в непосредственной близости от желточников. Размер яичника 0,025 × × 0,030 мм. Желточники расположены возле заднего края брюшной присоски, размером 0,015 × 0,030 мм.

У паразитов 1,42 мм длины и 0,46 мм ширины форма тела ланцетовидная. Ротовая присоска овальная или круглая, размером 0,14—0,16 × 0,15—0,16 мм. Брюшная присоска также круглая или овальная, расположена в передней половине тела червя, размером 0,16—0,17 × 0,16—0,18 мм. Пищевод тонкий, 0,12 мм длины. Ветви кишечника простые, трубковидные, немного не доходят до заднего конца тела червя. Развилок кишечника находится почти посередине между ротовой и брюшной присосками. Семенники расположены наискось, один позади другого, позади брюшной присоски, между ветвями кишечника. Передний семенник лежит наискось, позади яичника. Задний семенник находится посередине между яичником и задним концом тела червя. Размер переднего семенника 0,08 × 0,12 мм, заднего — 0,10 × 0,14 мм. Яичник расположен позади левого желточника. Размер яичника 0,10 × 0,12 мм. Желточники неправильно-овальной формы, находятся возле заднего края брюшной присоски, размером 0,06 × 0,08 мм. Имеется только нисходящая петля матки.

У паразитов 2,36 мм длины и 0,52 мм ширины форма тела сильно вытянутая, ланцетовидная. Ротовая присоска размеров 0,20 × 0,24 мм. Брюшная присоска находится в передней трети тела червя; ее размер 0,22 × 0,24 мм. Пищевод тонкий, слегка извитой, 0,14 мм длины. Ветви кишечника простые, трубковидные, немного не доходят до заднего конца тела червя. Яичник, желточники и семенники расположены позади брюшной присоски, между ветвями кишечника, сравнительно далеко друг от друга. Семенники лежат по диагонали один позади другого. Передний семенник расположен наискось позади яичника. Задний семенник находится почти посередине между яичником и задним концом тела червя. Размеры переднего семенника 0.10 × 0,14 мм, заднего — 0,12 × 0,16 мм. Яичник трехлопастной, находится позади левого желточника, размером 0,14 × 0,16 мм. Желточники лопастные, размером 0,08 × 0,14 мм. Матка расположена позади брюшной присоски между ветвями и частично кнаружи от ветвей кишечника. В процессе маритогонии у данного вида соотношение размеров присосок остается все время неизменным — 1 : 1; 1 : 1,1. Желточники из цельнокрайных, овальных у молодых особей становятся лопастными у более старших особей и половозрелых паразитов. Семенной пузырек у паразитов всех возрастов располагается возле переднего края брюшной присоски. Задняя же часть тела червя по мере развития матки сильно удлиняется.



117

117. *Phyllodistomum* (*Vittellarinus*) *elongatum* Nybelin, 1926
(по Шигулевскому, 1953)

Литература: Jääskelainen, 1921; Nybelin, 1926, стр. 18—19; Догель и Петрушевский, 1933, стр. 366—434; Догель и Быховский, 1934, стр. 289; Маркевич, 1934, стр. 39—40; Lewis, 1935, стр. 103—117; Быховский, 1936, стр. 437—482; Bhalerao, 1937, стр. 107—109; Маркевич 1937, стр. 363—379; Малевицкая, 1936, стр. 29—51; Догель и Быховский, 1939, стр. 54—55; Быкова, 1939, стр. 33—43; Петрушевский, 1940, стр. 143; Быховская (Павловская) и Быховский, 1940, стр. 148, 149, 151; Османов, 1940, стр. 215; Бауер, 1948, стр. 116; Петрушевский, Мосевич и Щупаков, 1948, стр. 86; Петрушевский и Бауер, 1948, стр. 229; Барышева, 1949, стр. 6; Маркевич, 1949.

Phyllodistomum (*Vitellarinus*) *markevitschi* Pigulevsky, 1953[1]

(Рис. 118)

Хозяин: горчак (*Rhodeus sericeus* из сем. *Cyprinidae*).

Локализация: мочеточник.

Место обнаружения: Европа (Придунайский лиман).

Описание вида. Форма тела паразита ланцетовидно-эллипсовидная, сильно вытянутая кзади от брюшной присоски. Тело паразита уплощено в дорзо-вентральном направлении. Кутикула гладкая. Длина червя до 2,12 мм; наибольшая ширина в задней, расширенной части тела на уровне переднего семенника 0,53 мм. Ротовая присоска овальной формы, размером 0,24 × 0,28 мм. Брюшная присоска также овальной формы, меньше ротовой, размером 0,18 × 0,21 мм. Соотношение размеров ротовой и брюшной присосок как 1,3 : 1. Пищевод тонкий, трубковидный, средней длины, до 0,11 мм. Ветви кишечника также тонкие, трубковидные, доходят до заднего конца тела паразита. Развилок кишечника почти посередине между ротовой и брюшной присосками. Желточники, яичник и семенники расположены между ветвями кишечника, позади брюшной присоски; лежат разреженно, далеко друг от друга. Семенники неправильно-овальной формы, с небольшими лопастями, расположены ближе к заднему концу тела червя, наискось, один позади другого; левый находится возле левой кишечной ветви, правый — возле правой кишечной ветви. Передний семенник лежит прямо позади желточника, довольно далеко от последнего, кзади и наискось против яичника. Задний семенник находится далеко кзади от яичника. Размеры переднего семенника 0,13 × 0,24 мм, заднего 0,18 × 0,23 мм. Половая бурса и циррус отсутствуют. Половое отверстие расположено посередине между брюшной присоской и развилком кишечника.

Яичник овальный, с небольшими лопастями, расположен возле кишечной ветви, между желточником и задним семенником, наискось и кпереди от переднего семенника. Размеры яичника близки к размерам переднего семенника — 0,13 × 0,22 мм. Желточники лопастные, сильно вытянутые в поперечной к длинной оси тела червя линии; расположены вблизи заднего края брюшной присоски между ветвями кишечника, кпереди от яичника и семенников. Оба желточника одинаковых размеров — 0,12 мм ширины и 0,22 мм длины. Матка расположена кзади от брюшной присоски; ее многочисленные петли лежат как между ветвями, так и кнаружи от кишечных ветвей. Яйца овальные, их размеры 0,019 × 0,033 мм.

Описанный вид по форме тела, строению и расположению яичника и семенников имеет небольшое сходство с *Phyllodistomum* (*Vitellarinus*) *elongatum* Nybelin, 1926, но отличается от последнего обратным соотношением размеров присосок. В то время как у *Ph.* (*Vitellarinus*) *elongatum* ротовая присоска меньше брюшной, у нового вида брюшная меньше

[1] Публикуется впервые.

ротовой. Яйца у *Ph.* (*Vit.*) *elongatum* вдвое крупнее, чем у описываемого нового вида. У *Ph.* (*Vit.*) *elongatum* размер яиц 0,033 × 0,056 мм; они содержат мирацидиев. У нового вида размер яиц 0,019 × 0,033 мм; мирацидия не содержат. От другого близкого к *Ph.* (*Vit.*) *elongatum* вида — *Phyllodistomum* (*Vitellarinus*) *conostomum* (Olsson, 1876) новый вид отличается также обратным соотношением размеров ротовой и брюшной присосок. У *Ph.* (*Vit.*) *conostomum* брюшная присоска больше ротовой, у описанного мной вида ротовая больше брюшной. Яйца у *Ph.* (*Vit.*) *conostomum* размером 0,033 × 0,055 мм, содержат мирацидия; у нового вида — 0,019 × 0,033 мм, мирацидия не содержат. Желточники у *Ph.* (*Vit.*) *conostomum* гроздевидные, у описанного мной вида лопастные. Новый вид по соотношению в величине присосок отличается и от всех остальных видов филлодистом, описанных до настоящего времени у рыб в различных странах Европы и Азии, за исключением Дальнего Востока, Японии, Северной Америки и Африки. Описанный Змеевым (1936) вид *Phyllodistomum* (*Catoptroides*) *pawlovskii* (Zmeev, 1936) от сомов р. Амура, имея бо́льшую ротовую, чем брюшную, присоску, отличается от нового вида древовидно разветвленными желточниками. Точно так же разветвленными желточниками отличается от описываемого вида и *Phyllodistomum* (*Catoptroides*) *mogurndae*, найденный Ямагути (1934) у сомов в Японии. Из видов филлодистом, найденных в Северной Америке у *Ph. pearsei*, ротовая присоска крупнее брюшной, так же как и у нового вида. Но, в отличие от описываемого вида, у *Ph. pearsei* желточники, яичник и семенники расположены компактно, тотчас же кзади от брюшной присоски, далеко от заднего конца тела червя, тогда как у нового вида задний семенник лежит недалеко от заднего конца тела червя, и яичник, желточники и семенники расположены разреженно, далеко друг от друга. По тем же признакам отличается новый вид и от *Ph.* (*Catoptroides*) *patellare*. Кроме того, от *Ph.* (*Cat.*) *patellare* новый вид отличается вытянутой эллипсоидной, а не круглой дисковидной задней частью тела.

Остается еще привести различия найденного мной вида от трех ранее описанных Однером (1902) у рыб в Африке: *Phyllodistomum* (*Phyllodistomum*) *unicum*, *Ph.* (*Catoptroides*) *spatula* и *Ph.* (*Cat.*) *spatulaeforme*, ротовая присоска которых превосходит по размерам брюшную, так же как и у нового вида. Из этих трех видов, описанных Однером, у *Ph.* (*Cat.*) *spatula* и *Ph.* (*Cat.*) *spatulaeforme*, обнаруженных у сомов р. Нила, семенники, яичник и желточники расположены близко друг от друга, тотчас же позади брюшной присоски, далеко от заднего конца тела червя, тогда как у нового вида они лежат разреженно, и задний семенник находится недалеко от заднего конца тела червя. Желточники у *Ph.* (*Cat.*) *spatula* и *Ph.* (*Cat.*) *spatulaeforme* глубоколопастные, в виде тутовой ягоды, тогда как у описанного вида они лопастные. Задняя часть тела у *Ph.* (*Cat.*) *spatula* и *Ph.* (*Cat.*) *spatulaeforme* круглая, дисковидная; у описанного вида она вытянутая, эллипсовидная. От *Ph.* (*Ph.*) *unicum* новый вид отличается более крупными желточниками, большей разреженностью в расположении яичника, желточников и семенников и более близким нахождением заднего семенника от заднего конца тела червя. Наконец, необходимо также отметить, что *Ph.* (*Ph.*) *unicum* был найден у морской рыбы из сем. *Serranidae* в Красном море, тогда как описанный мной вид — у пресноводной рыбы — горчака.

Таким образом, описанный выше паразит по характеру своего строения не подходит ни к одному из видов паразитов рыб Европы, Азии, Америки и Африки, где были обнаружены различные виды рода *Phyllodistomum*.

118

118. *Phyllodistomum* (*Vitellarinus*) *markevitschi* Pigulevsky, 1953 (по Пигулевскому 1953)

а — молодой экземпляр; *б* — половозрелый экземпляр

Поэтому описанный мной вид является новым, которого я называю именем А. П. Маркевича — *Phyllodistomum* (*Vitellarinus*) *markevitschi* nov. sp. Описанный вид *Ph.* (*Vit.*) *markevitschi* nov. sp. представляет большой интерес не только тем, что он обнаружен у горчака — дефинитивного хозяина, у которого филлодистом до настоящего времени не было обнаружено, но также сходством некоторых черт строения с паразитами рыб Дальнего Востока, Северной Америки и Северной Африки.

Маритогония. У молодых экземпляров этого вида форма тела сильно вытянутая, ланцетовидная, с небольшой «талией» посередине тела. Кпереди от брюшной присоски тело червя сильно вытянуто, одинаковой ширины вплоть до ротовой присоски. Кзади от брюшной присоски форма тела копьевидная, заостренная в заднем конце паразита. Впереди ротовой присоски имеется небольшой кутикулярный бугорок. Тело паразита сплющено в дорзо-вентральном направлении. Кутикула гладкая. Длина червя 0,69 мм. Длина передней части тела, от переднего конца тела червя до середины брюшной присоски, 0,39 мм, длина задней части тела — 0,30 мм. Наибольшая ширина в задней части тела 0,14 мм, в передней части тела — 0,12 мм. Ротовая присоска овальной формы, размером 0,09 × 0,11 мм. Брюшная присоска также овальной формы, расположена в задней половине тела червя на уровне «талии», размером 0,06 × 0,07 мм. Соотношение размеров ротовой и брюшной присосок, как 1,5 : 1. Пищевод длинный, тонкий, 0,09 мм длины. Справа и слева от пищевода между задним краем ротовой присоски и развилком кишечника хорошо заметны стилетовые железы. Ветви кишечника простые, трубковидные, довольно толстые, с небольшими морщинками, доходят до заднего конца тела паразита. Экскреторное отверстие расположено дорзально в заднем конце тела червя. Экскреторный пузырь длинный, трубковидный, расположен медианно от заднего конца паразита до желточников. Вблизи заднего конца тела червя экскреторный пузырь сильно расширен. Семенники неправильно-овальной формы, лежат один за другим между ветвями кишечника, посередине между задним краем брюшной присоски и задним концом тела червя. Размер переднего семенника 0,02 мм в диаметре наибольшего сечения, заднего — 0,03 мм. Желточники овальные, вытянуты вдоль заднего края брюшной присоски, размером 0,015 × 0,04 мм. Яичник тесно связан с желточниками, круглой формы, размером 0,02 мм в диаметре. Кпереди от группы, состоящей из яичника и желточников, проходит тяж клеток, который возле переднего края брюшной присоски формирует концевой половой аппарат. Матка у этой молодой формы паразита не развита.

У паразитов 0,98 мм длины и 0,22 мм ширины форма тела ланцетовидная, сильно вытянутая. Ротовая присоска овальная, размером 0,12 × × 0,16 мм. Брюшная присоска, расположенная посередине между передним и задним концами тела червя, также овальная, размером 0,09 × 0,12 мм. Соотношение размеров ротовой и брюшной присосок, как 1,3 :1. Пищевод 0,09 мм длины. Ветви кишечника с небольшими складками, немного не доходят до заднего конца тела червя. Семенники овальные, расположены по диагонали, один позади другого. Размер переднего семенника 0,02 × 0,03 мм, заднего 0,03 × 0,04 мм. Яичник овальный, размером 0,02 × 0,04 мм. Желточники овальные, размером 0,015 × × 0,05 мм. Матка у этого молодого паразита также не развита.

У трематод 1,14—1,68 мм длины и 0,44—0,61 мм ширины форма тела червя эллипсовидно-ланцетовидная. Ротовая присоска овальная, размером 0,16—0,19 × 0,19—0,20 мм. Брюшная присоска у более молодых паразитов расположена в передней половине, у более взрослых — в

передней трети тела червя, овальной формы, размером 0,11—0,14 × 0,14—0,15 мм. Соотношение размеров ротовой и брюшной присосок, как 1,3 : 1. Пищевод трубковидный, 0,09 мм длины. Ветви кишечника простые, трубковидные, немного не доходят до заднего конца тела червя. Семенники лопастные, расположены по диагонали, один позади другого, между ветвями кишечника, кзади от брюшной присоски. Размеры переднего семенника 0,08—0,12 × 0,09—0,013 мм, заднего —0,12—0,13 × 0,14—0,15 мм. Яичник неправильно-овальной формы, с небольшими лопастями, размером 0,09 × 0,11—0,13 мм. Желточники крупные, неправильно-овальной формы, с небольшими лопастями, размером 0,07—0,09 × × 0,11—0,13 мм.

У молодых паразитов петли матки расположены между ветвями кишечника, у более взрослых петли матки заходят также кнаружи от кишечных ветвей.

По местонахождению брюшной и по соотношению размеров присосок у молодых форм описанный мной вид значительно отличается от *Ph.* (*Vit.*) *conostomum* Nybelin, 1926 и *Ph.* (*Vit.*) *elongatum* Nybelin, 1926.

Литература: Sturges, 1897, стр. 57—69; Odhner, 1902, стр. 66—67; Odhner, 1911, стр. 3—5, 7—10; Nybelin, 1926, стр. 15—19; Holl, 1929, стр. 48—53; Yamaguti, 1934, стр. 425—432; Змеев, 1936, стр. 423—426.

Phyllodistomum (*Vitellarinus*) *orientale* Achmerow, 1941

(Рис. 119)

Хозяин: краснопер (*Pseudaspius leptocephalus* из сем. *Cyprinidae*).

Локализация: мочевой пузырь.

Место обнаружения: СССР (р. Амур).

Историческая справка. При описании паразитов рыб р. Амура А. Х. Ахмеров (1941) выделил новый вид *Phyllodistomum* (*Phyllodistomum*) *pseudaspii* Achmerow, 1941 из мочевого пузыря краснопера (*Pseudaspius leptocephalus*). Среди его сборов оказался один паразит, сильно отличающийся от всех остальных как по форме тела, так и по строению присосок, а также яичников, желточников и семенников. Паразита этого Ахмеров выделил в новый вид и назвал *Phyllodistomum orientale*.

Описание вида. Форма тела паразита ланцетовидная, сильно вытянутая. У брюшной присоски тело паразита не разграничено, как у подрода *Phyllodistomum* и *Catoptroides*, на переднюю и заднюю части. Передняя половина тела червя данного вида постепенно суживается по направлению к ротовой присоске; задняя половина также постепенно суживается кзади. Тело паразита уплощено в дорзо-вентральном направлении. Кутикула гладкая. Длина червя 5,62 мм; наибольшая ширина на границе передней и задней частей тела 1,84 мм. Ротовая присоска крупная, овальная, размером 0,64 × 0,73 мм. Брюшная присоска меньше ротовой, круглой формы, 0,63 мм в диаметре. Находится брюшная присоска в суженной передней трети тела червя. Пищевод сравнительно толстый и короткий, 0,02 мм длины. Ветви кишечника простые, трубковидные, слепо заканчиваются довольно далеко кпереди от заднего конца тела червя. Развилок кишечника находится возле заднего конца ротовой присоски. Экскреторное отверстие расположено дорзально в заднем конце тела паразита. Экскреторный пузырь, длинный, трубковидный, слегка извитой. Яичник, желточники и семенники расположены позади брюшной присоски,

между ветвями кишечника, сравнительно далеко друг от друга и от заднего конца тела червя. Передний семенник находится позади правого желточника, на уровне яичника. Задний семенник лежит далеко кзада от яичника и еще дальше кпереди от заднего конца тела паразита. Оба семенника неправильно-овальной формы, вытянуты по длинной оси тела червя. Размер переднего семенника 0,20×0,36 мм, заднего — 0,21× 0,38 мм. Мужской концевой половой аппарат представлен сильно развитой простатической частью и мелким круглым семенным пузырьком, лежащим посередине между развилком кишечника и передним краем брюшной присоски. Половое отверстие находится несколько ближе к развилку кишечника, чем к брюшной присоске. Яичник неправильно-овальной формы, расположен между задним семенником и левым желточником. Размеры яичника 0,23 × 0,33 мм.

Тельце Мелиса небольших размеров, находится между желточниками. Лауреров канал имеется. Желточники парные, слаболопастные, расположены посередине между задним краем брюшной присоски, яичником и передним семенником. Оба желточника одинакового размера — 0,18 × × 0,26 мм. Матка заполняет все пространство кзади от брюшной присоски, между ветвями и кнаружи от ветвей кишечника. Яйца мелкие, овальные, с крышечкой, размером 0,023 × 0,033 мм. В яйцах находятся мирацидии.

Литература: Ахмеров, 1941.

Phyllodistomum (*Vitellarinus*) *skrjabini* Pigulevsky, 1953

Синоним: *Phyllodistomum* sp. Wu, 1937

(Рис. 120)

Хозяин: жаба (*Bufo asiaticus* из сем. *Bufonidae*).
Локализация: мочеточник.
Место обнаружения: Китай.

Историческая справка. В 1937 году Ву обнаружил паразита в мочеточниках жабы. Ву привел подробное описание паразита и дал его рисунок, но не определил найденного им червя до вида.

Сравнив рисунок и описание паразита в работе Ву (Wu, 1937) с рисунками и описаниями остальных видов рода *Phyllodistomum* Braun, 1899, я убедился, что описанный Ву паразит под именем *Phyllodistomum* sp. является новым видом. У червя, описанного Ву, форма тела ланцетовидно-ромбическая, у брюшной присоски не разграничивается на переднюю и заднюю части, как у видов подрода *Phyllodistomum* и *Catoptroides*. Поскольку паразит обладал ланцетовидно-ромбической формой тела и лопастными желточниками, его пришлось отнести к подроду *Vitellarinus* (Zmeev, 1936).

В этом подроде единственный вид, с которым мог быть сравнен найденный Ву паразит,— *Phyllodistomum* (*Vitellarinus*) *americanum* Osborn, 1903. Но у *Ph.* (*Vit.*) *americanum* Osborn, 1903 семенники расположены в заднем конце тела червя, медианно, один за другим, тогда как у паразита, найденного Ву, семенники расположены по диагонали, один позади другого, сравнительно далеко от заднего конца тела червя. У *Ph.* (*Vit.*) *americanum* брюшная присоска значительно крупнее ротовой и яичник лопастной, тогда как у паразита, найденного Ву, брюшная присоска незначительно больше ротовой и яичник цельнокрайный. В связи с этим

паразит, найденный Ву, является новым видом, которому я присваиваю имя академика К. И. Скрябина.

Описание вида (по Ву, 1937). Форма тела паразита ланцетовидно-ромбическая, с суженными, заостренными передним и задним концами. Разграничение между передней частью тела, лежащей кпереди от брюшной присоски, и задней, лежащей кзади от брюшной присоски, не выражено, как у других филлодистом. Тело уплощено в дорзовентральном направлении. Кутикула гладкая. Длина червя 0,79 мм; наибольшая ширина в задней, расширенной части тела на уровне яичника — 0,47 мм. Ротовая присоска овальная, размером 0,09 × × 0,11 мм. Брюшная присоска также овальная, несколько крупнее ротовой, размером 0,11 × 0,12 мм. Пищевод прямой, трубковидный, короткий. Ветви кишечника простые, трубковидные, до заднего конца тела червя не доходят. Желточники, яичник и семенники расположены разреженно в задней части тела червя, кзади от брюшной присоски, между ветвями кишечника. Семенники лопастные, расположены позади брюшной присоски, ближе к заднему концу тела червя, чем к брюшной присоске, наискось один позади другого. Размер переднего семенника 0,12 × 0,13 мм, заднего также 0,12 × 0,13 мм. Половое отверстие расположено позади развилка кишечника. Желточники крупные, лопастные, расположены позади брюшной присоски, кпереди от яичника и семенников. Размер правого желточника 0,06 × 0,062 мм, левого — 0,046 × 0,087 мм. Яичник цельнокрайный, ближе к округлой, чем овальной, форме, лежит возле кишечной ветви кзади от желточника и кпереди, но несколько наискось от семенников. Размер яичника 0,08 × 0,07 мм. Матка расположена кзади от брюшной присоски, желточников и яичника, между ветвями и кнаружи от ветвей кишечника. Размер яиц Ву не приводит.

Литература: Wu, 1937, стр. 209—213.

Phyllodistomum etheostomum Venard, 1940

Хозяева: *Etheostoma blennioides, Hadropterus masculatus* и *Percina caprioides.*

Локализация: мочевой пузырь.

Место обнаружения: США (Мичиган).

Описание вида не приведено из-за отсутствия соответствующей литературы.

Литература: Venard, 1940, стр. 43—63.

Phyllodistomum rhyacosiredonis Bravo Hollis, 1943

Хозяин: *Rhyacosiredon altmirani.*

Локализация: мочевой пузырь.

Место обнаружения: Центральная Америка, Мексика.

Описание вида не приведено из-за отсутствия соответствующей литературы.

Литература: Bravo Hollis, 1943, стр 141—159.

119

120

119. *Phyllodistomum* (*Vitellarinus*) *orientale* Achmerow, 1941 (по Пигулевскому, 1953)

120. *Phyllodistomum* (*Vitellarinus*) *skrjabini* Pigulevsky, 1953 (по By, 1937)

Род *Dendrorchis* Travassos, 1926

Диагноз рода (по Травассосу, 1926)

Phyllodistomatinae. Трематоды грушевидной формы с вытянутым наподобие конуса заостренным передним концом и расширенным задним отделом тела кзади от брюшной присоски. Тело сплющено в дорзо-вентральном направлении. Кутикула гладкая. Фиксаторный аппарат представлен двумя присосками. Брюшная присоска несколько крупнее ротовой. Пищеварительная система состоит из ротового отверстия, расположенного в ротовой присоске, трубковидного пищевода и простых трубковидных стволов кишечника. Ветви кишечника немного не доходят до заднего конца тела паразита. Половые железы расположены в задней, расширенной части тела червя, кзади от брюшной присоски. Семенники парные, глубоколопастные, расположены наискось, один позади другого, между кишечными ветвями, кзади от желточников и яичника. Половые отверстия находятся почти посередине между бифуркацией кишечника и передним краем брюшной присоски. Яичник глубоколопастной, находится между кишечными ветвями кпереди от семенников и кзади от желточников. Желточники вытянутые, лопастные, лежат кпереди от яичника. Матка с большим числом петель, которые лежат между кишечными стволами и кнаружи от них. Петли матки доходят сзади до ротовой присоски. Эта последняя особенность в расположении матки отличает данный род от остальных родов подсемейства *Gorgoderinae*.

Паразиты мочевого пузыря рыб семейства *Characinidae*.

Типичный и пока единственный вид: *Dendrorchis neivai* Travassos, 1926.

Dendrorchis neivai Travassos, 1926

(Рис. 121)

Хозяин: рыба *Bryoon lundi* из сем. *Characinidae*.

Локализация: мочевой пузырь.

Место обнаружения: Южная Америка (Бразилия, С. Пауло).

Описание вида (по Травассосу, 1926). Форма тела грушевидная, разграниченная в области брюшной присоски на две части: переднюю, более узкую, конусовидную и заднюю — расширенную. Тело плоское. Кутикула гладкая Длина червя 6—8 мм; наибольшая ширина в задней, расширенной части паразита 4—5 мм. Ротовая присоска круглая, 0,6—0,7 мм в диаметре, расположена субтерминально в передней, суженной части тела паразита. Брюшная присоска также круглая, крупнее ротовой, 0,67—0,90 мм в диаметре. Обе присоски расположены в передней половине тела червя. Фаринкс отсутствует. Пищевод трубковидный, 0,4—0,8 мм длины. Ветви кишечника простые, трубковидные, у задних слепых концов несколько утолщенные. Обе ветви немного не доходят до заднего конца тела паразита. Экскреторный пузырь длинный, трубковидный. Экскреторное отверстие лежит терминально. Семенники крупные, с глубокими ветвящимися лопастями, расположены между стволами кишечника, позади брюшной присоски, наискось, один позади другого. Средние размеры их 1,0—1,0 × 1,2—1,5 мм. Мужской концевой половой аппарат представлен небольшой половой бурсой, небольшим циррусом и семенным пузырьком 0,4 мм длины. Мужское половое отверстие, расположенное рядом с женским, находится несколько субмедианно по отношению

к брюшной присоске. Яичник лопастной, размером 0,52—0,57 × 0,60—0,70 мм. Желточники лопастные, вытянутые в поперечном по отношению к телу червя направлении, находятся между кишечными стволами, передним семенником, яичником и нижним краем брюшной присоски. Петли матки менее многочисленны между ветвями кишечника кзади от брюшной присоски и более многочисленны кнаружи от кишечных ветвей; сзади петли матки доходят до ротовой присоски. Яйца эллипсоидные, незрелые 0,023—0,030 × 0,015—0,023 мм, зрелые — 0,045—0,053 × 0,030 — —0,023 мм.

Литература Travassos, 1926; Travassos, 1928, стр. 325—326.

Род *Gorgoderina* Looss, 1902

Историческая справка

Род *Gorgoderina* разделяется на два подрода, которые объединяют близкие виды. Критерием для разделения рода *Gorgoderina* на два подрода послужило расположение желточников на различном расстоянии кзади от брюшной присоски. У одной группы горгодерин желточники оказались лежащими близко возле заднего края брюшной присоски, у другой они располагались далеко кзади от брюшной присоски. В результате этого разделения к первой группе отошли паразиты, встречающиеся преимущественно в тропическом поясе; ко второй — обнаруженные главным образом в палеарктике.

Диагноз рода

Phyllodistomatinae. Трематоды с сильно вытянутой веретенообразной формой тела, в поперечном сечении в виде слегка сдавленного цилиндра, овальные. Часть тела, расположенная кпереди от брюшной присоски, конически суживается по направлению к переднему концу тела червя. Задняя часть тела, расположенная кзади от брюшной присоски, сильно вытянута. Обе присоски расположены в передней части тела червя. Пищеварительный тракт состоит из ротового отверстия, расположенного в ротовой присоске, пищевода и трубковидных парных ветвей кишечника, слепо заканчивающихся в заднем конце тела паразита. Экскреторное отверстие находится в заднем конце тела червя. Экскреторный пузырь длинный, трубковидный. Яичник, желточники и семенники расположены позади брюшной присоски, между ветвями кишечника. Семенники парные, цельнокрайные или лопастные, лежат по диагонали, один позади другого или непосредственно один за другим. Яичник цельнокрайный или лопастной, расположен между желточником и передним семенником. Желточники цельнокрайные, овальные, лопастные или гроздевидные, лежат либо очень близко, либо далеко кзади от заднего края брюшной присоски. Матка находится позади брюшной присоски.

Паразиты мочевого пузыря (желудка?, прямой кишки?) хвостатых и бесхвостых амфибий, а также червяг в Европе, Азии, Африке, Северной и Южной Америке. Не встречаются в Австралии.

Типичный подрод: *Gorgoderina* (Looss, 1902) Pigulevsky, 1952.

121

121. *Dendrorchis neivai* Travassos, 1926 (по Травассосу, 1928)

Таблица для определения подродов рода *Gorgoderina* Looss, 1902

1 (2). Желточники расположены далеко кзади от брюшной присоски . . . . . *Gorgoderina* (Looss, 1902) Pigulevsky, 1952.
2 (1). Желточники расположены тотчас же кзади от брюшной присоски . . . . . *Gorgorimma* Pigulevsky, 1952.

Подрод *Gorgoderina* (Looss, 1902) Pigulevsky, 1952

Диагноз подрода

Gorgoderina. Трематоды веретенообразной формы с сильно вытянутой задней частью тела. Фиксаторный аппарат, пищеварительная и выделительная системы построены по общему для горгодерин типу. Семенники расположены либо по диагонали, один позади другого, либо медианно, непосредственно один за другим. Яичник лежит сбоку и кпереди от семенников, далеко от брюшной присоски. Желточники нецельнокрайные, лопастные или гроздевидные, расположены далеко кзади от брюшной присоски. Матка образует многочисленные петли, находится позади брюшной присоски.

Паразиты мочевого пузыря (желудка?, прямой кишки?) хвостатых и бесхвостых амфибий Европы, Азии, Северной Америки.

Типичный вид: *Gorgoderina* (*Gorgoderina*) *simplex* (Looss, 1899).

Таблица для определения видов подрода *Gorgoderina* (Looss, 1902) Pigulevsky, 1952

1 (14). Брюшная присоска выдается за края тела паразита.
2 (13). Семенники не четковидной формы.
3 (6). Тело червя сильно вытянутое, очень узкое.
4 (5). Яичник и передний семенник находятся близко от желточника . . . . . *Gorgoderina* (*Gorgoderina*) *orientalis* Strom, 1940.
5 (4). Яичник и передний семенник находятся далеко от желточника . . . . . *Gorgoderina* (*Gorgoderina*) *tanneri* Olsen, 1937.
6 (3). Тело червя не сильно вытянуто, сравнительно широкое.
7 (10). Брюшная присоска превышает ротовую в 2,5 раза.
8 (9). Желточники цельнокрайные . . . . . *Gorgoderina* (*Gorgoderina*) *attenuata* (Stafford, 1902).
9 (8). Желточники лопастные . . . . . *Gorgoderina* (*Gorgoderina*) *aurora* Ingles, 1936.
10 (7). Брюшная присоска не превышает ротовую в 2,5 раза.
11 (12). Яичник, желточники и передний семенник расположены вплотную друг к другу . . . . . *Gorgoderina* (*Gorgoderina*) *intermedia* Holl, 1928.
12 (11). Яичник, желточники и передний семенник расположены на некотором расстоянии друг от друга . . . . . *Gorgoderina* (*Gorgoderina*) *vitelliloba* (Olsson, 1876).
13 (2). Семенники четковидно-лопастной формы . . . . . *Gorgoderina* (*Gorgoderina*) *skarbilovitschi* Pigulevsky, 1953.
14 (1). Брюшная присоска не выдается за края тела паразита.
15 (22). Петли матки вблизи половых отверстий расширены.
16 (19). Желточники всегда гроздевидные.

17 (18). Яичник в центре снабжен шаровидным включением, состоящим из крупных клеток; тельце Мелиса некрупное . . . . . *Gorgoderina* (*Gorgoderina*) *multilobata* Ingles et Langston, 1933.
18 (17). Яичник без шарового включения; тельце Мелиса крупное . . . . . *Gorgoderina* (*Gorgoderina*) *skrjabini* Pigulevsky, 1953.
19 (16). Желточники гроздевидно-лопастные.
20 (21). Половые отверстия расположены на уровне развилка кишечника . . . . *Gorgoderina* (*Gorgoderina*) *bilobata* Rankin, 1937.
21 (20). Половые отверстия расположены позади развилка кишечника . . . . . *Gorgoderina* (*Gorgoderina*) *simplex* (Looss, 1899).
22 (15). Петли матки вблизи половых отверстий не расширены, узкие.
23 (26). Семенной пузырек расположен параллельно продольной оси тела червя.
24 (25). Желточники глубоколопастные . . . . . *Gorgoderina* (*Gorgoderina*) *translucida* (Stafford, 1902).
25 (24). Желточники слаболопастные. . . . . *Gorgoderina* (*Gorgoderina*) *megalorchis* Bravo Hollis, 1948.
26 (23). Семенной пузырек расположен поперечно продольной оси тела червя . . . . . *Gorgoderina* (*Gorgoderina*) *capsensis* Joyeux et Baer, 1934.

Gorgoderina (*Gorgoderina*) *simplex* (Looss, 1899)

Синонимы: *Distomum cygnoides* var. B. Bensley, 1897; *Gorgodera simplex* Looss, 1899; *Gorgodera opaca* Stafford, 1902; *Gorgoderina simplex* (Looss, 1899) Looss, 1902

(Рис. 122)

Хозяева: лягушки (*Rana catesbiana*, *R. clamitans*, *R. pipiens* из сем. *Ranidae*) и жаба (*Bufo americanus* из сем. *Bufonidae*).

Локализация: мочевой пузырь.

Место обнаружения: Северная Америка.

Историческая справка. В мочевом пузыре лягушки (*Rana catesbiana*) Бенсли (Bensley, 1897) обнаружил в Канаде близ Торонто трематоду, которую отнес к *Distomum cygnoides*.

Но поскольку у *D. cygnoides* насчитывалось девять семенников, а у паразита, найденного в Торонто, их оказалось только два, Бенсли решил выделить этого червя в новую вариацию — *Distomum cygnoides* var. B. Bensley, 1897.

Спустя два года после Бенсли Лоосс (Looss, 1899) выделил, в свою очередь, *D. cygnoides* var. B. Bensley, 1897 в самостоятельный вид и отнес его к своему новому роду *Gorgodera*. Благодаря этому найденный Бенсли паразит получил новое родовое и видовое наименование — *Gorgodera simplex* Looss, 1899. Еще через три года Лоосс (1902) обосновал новый род *Gorgoderina*, куда входили паразиты веретенообразной формы с двумя семенниками. Типичным видом этого рода Лоосс сделал *Gorgoderina simplex*, перенесенного им из рода *Gorgodera*. После этого в Торонто у *Rana catesbiana* Стэффорд (Stafford, 1902) снова обнаружил этот же самый вид, но не будучи знаком с последней работой Лоосса (1902), отнес паразита к *Gorgodera simplex*. В той же работе Стэффорд (1902) описал еще один новый вид — *Gorgodera opaca* Stafford, 1902, который отличался от найденного им же *G. simplex* несколько большей шириной и иным расположением семенников.

Нижеприведенное краткое описание даст представление о сходстве того и другого вида.

	G. opaca Stafford	*G. simplex* (по Стэффорду)
	(в миллиметрах)	
Форма тела паразита	Веретенообразно-ланцетовидная	Веретенообразная
Длина паразита	7,59	7—12
Наибольшая ширина	1,24	0,7
Размер ротовой присоски	—	0,47
Размер брюшной присоски	—	0,62
Соотношение размеров ротовой и брюшной присосок	1 : 1,5	1 ; 1,3
Длина пищевода	Короткий	Короткий
Ветви кишечника	Простые, трубковидные, немного не доходят до заднего конца тела червя	Простые, трубковидные, немного не доходят до заднего конца тела червя
Семенники	Овальные, расположены по диагонали один против другого	Овальные, расположены по диагонали, один позади другого
Яичник	Круглый, находится возле желточника, наискось, кпереди от переднего семенника	Почковидный, находится возле желточника, наискось, кпереди от переднего семенника
Желточники	В форме буквы S, лежат далеко кзади от брюшной присоски	В форме буквы S, лежат далеко кзади от брюшной присоски
Размер яиц	—	0,037×0,025 мм
Хозяин паразита	*Bufo americanus*	*Rana catesbiana*
Место обнаружения	Канада (Торонто)	Канада (Торонто)

Десять лет спустя после Стэффорда, другой американский исследователь Корт (1912), при изучении паразитофауны лягушек в Канаде близ Онтарио, вновь обнаружил у *Rana catesbiana* паразита — *Gorgoderina simplex* (Looss, 1899). Корт, сравнив обнаруженных им паразитов с находками Стэффорда и, в частности, с его *G. opaca*, пришел к выводу, что этот стэффордовский вид сходен с другим им же найденным видом *G. simplex* (Looss, 1899). Поэтому Корт свел *G. opaca* Stafford, 1902 к синониму *G. simplex* (Looss, 1899).

Спустя почти одиннадцать лет после Корта Травассос (1923), давая перечень шести видов рода *Gorgoderina*, привел также и *G. opaca* (Stafford, 1902), но не высказал своего мнения относительно сведения Кортом (1912) *G. opaca* (Stafford, 1902) к синониму *G. simplex* (Looss, 1899).

В более поздних работах Холла (1928), Ингл и Лэнгстон (Ingles and Langston, 1933) стэффордовский вид *G. opaca* снова сводится на степень синонима *G. simplex*. Еще несколько позже Ольсен (Olsen, 1937), изучая паразитофауну лягушек южнее Онтарио, также обнаружил *G. simplex* и одновременно *G. vitelliloba*. Уолтон (Walton, 1938) приводит случаи обнаружения *Gorgoderina simplex* (Looss, 1899) в Канаде у четырех видов хозяев: *Bufo americanus*, *Rana catesbiana*, *R. clamitans* и *R. pipiens*. Там же он с некоторым сомнением указывает на обнаружение в Северной Америке *G. vitelliloba* у *Rana catesbiana* и *R. clamitans*. Ренкин (Rankin, 1939) также относится критически к обнаружению *G. vitelliloba* в Америке и, в частности, к находке этого вида Ольсеном.

Сопоставляя все вышеприведенные данные, необходимо отметить, что обнаружение *Gorgoderina opaca* (Stafford, 1902) и случаи находок

G. vitelliloba (Olsson, 1876) в Северной Америке, по всей видимости, диагностированы не точно и поэтому должны быть отнесены к другому, ранее описанному виду *Gorgoderina simplex* (Looss, 1899).

В связи с недостаточным описанием *Gorgoderina simplex* (Looss, 1899) у Бенсли (1897) и Лоосса (1899) нами характеристика данного вида пополнена материалами из других работ.

Описание вида. Форма тела паразита веретенообразная. Кпереди от брюшной присоски тело червя короткое, конически суживающееся по направлению к ротовой присоске. Кзади от брюшной присоски тело сильно вытянуто. Тело паразита несколько уплощено в дорзо-вентральном направлении. Кутикула гладкая. Длина паразита 7—12 мм; наибольшая ширина 0,7—1,24 мм. Ротовая присоска круглая, 0,47 мм в диаметре. Брюшная присоска также круглая, находится в передней четверти тела червя и за края тела не выдается, 0,62 мм в диаметре. Соотношение размеров ротовой и брюшной присосок может быть выражено, как 1 : 1,3—1,5. Пищевод сравнительно тонкий, средней длины. Ветви кишечника простые, трубковидные, относительно тонкие, до заднего конца тела червя немного не доходят. Развилок кишечника почти посередине между ротовой и брюшной присосками. Яичник, желточники и семенники находятся позади брюшной присоски, между ветвями кишечника и лежат сравнительно далеко друг от друга. Семенники цельнокрайные, круглые, овальные или слегка лопастные, расположены по диагонали, один позади другого, или наискось, один против другого. Передний семенник находится наискось, позади яичника и довольно далеко кзади от желточников. Задний семенник лежит далеко кзади от яичника и далеко кпереди от заднего конца тела червя. Семенной пузырек овальный, расположен вблизи переднего края брюшной присоски. Половое отверстие находится ближе к развилку кишечника, чем к брюшной присоске. Яичник цельнокрайный, круглый или почковидный, почти таких же размеров, как и семенники, расположен недалеко кзади от желточника, возле кишечной ветви. Яичник находится почти посередине между брюшной присоской и задним концом тела червя. Желточники изогнутые или дольчатые, находятся далеко кзади от брюшной присоски. Матка расположена позади брюшной присоски, между ветвями кишечника; ее конечные петли вблизи полового отверстия очень толстые. Яйца мелкие, овальные, размером 0,037 × ×0,025 мм.

Литература: Bensley, 1897, стр. 326—331; Looss, 1899, стр. 521—784; Looss, 1902, стр. 411—894; Stafford, 1902, стр. 411—421; Cort, 1912, стр. 151—166; Travassos, 1923, стр. 222; Holl, 1929, стр. 180; Ingles and Langston, 1933, стр. 243; Olsen, 1937, стр. 499—503; Walton, 1938, стр. 1—24, Rankin, 1939, стр. 476.

Gorgoderina (*Gorgoderina*) *attenuata* (Stafford, 1902)

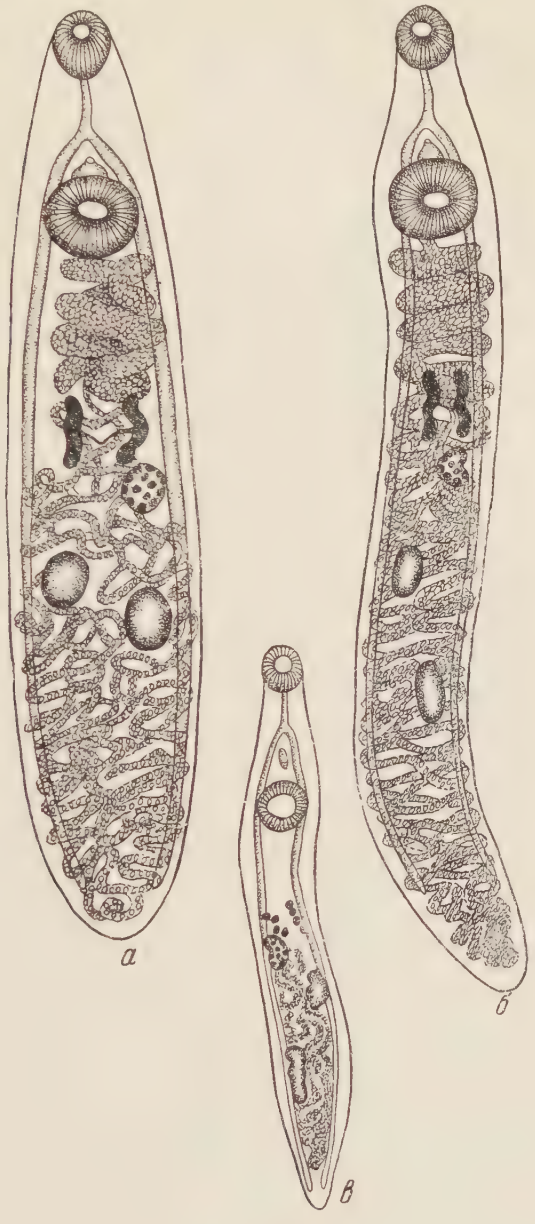
Синонимы: *Gorgodera attenuata* Stafford, 1902; *Gorgoderina attenuata* (Stafford, 1902) Cort, 1912, nec *Gorgoderina attenuata* в понимании Sokoloff et Caballero, 1933.

(Рис. 123—125)

Хозяева: лягушки (*Rana catesbiana R. clamitans* и *R. pipiens* из сем. *Ranidae*).

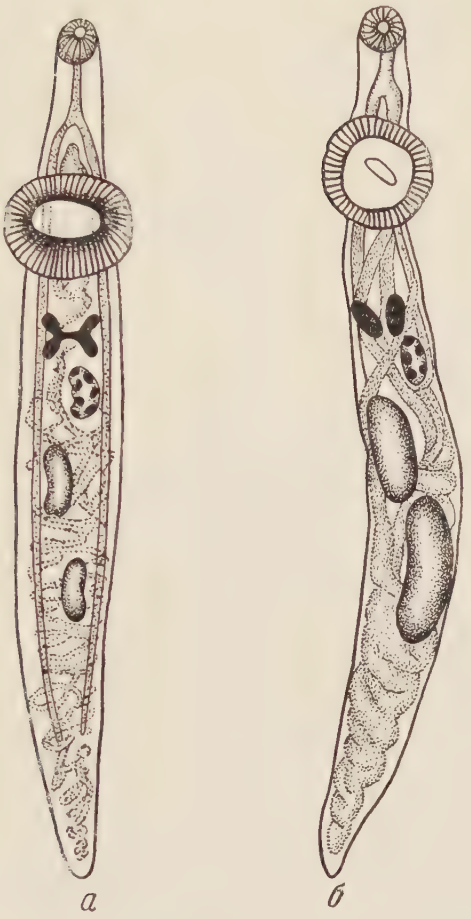
Локализация: мочевой пузырь.

Место обнаружения: Северная Америка.



122

122. *Gorgoderina* (*Gorgoderina*) *simplex* (Looss, 1899)
а, *б* — по Стэффорду, 1903; *в* — по Бенсли, 1897



123

123. *Gorgoderina* (*Gorgoderina*) *attenuata* (Stafford, 1902)
а — по Стэффорду, 1902; *б* — по Корту, 1912

Историческая справка. Впервые этот вид был описан Стэффордом (1902) под именем *Gorgodera attenuata*. Паразитов данного вида Стэффорд нашел в мочевом пузыре лягушек (*Rana catesbiana* и *R. pipiens*) в Канаде, близ Торонто. Десятью годами позже Корт (1912) снова обнаружил этих же паразитов у лягушек тех же видов в Онтарио и Урбане. В связи с наличием только двух семенников у этих паразитов, Корт перенес их в род *Gorgoderina*. Стэффордовский вид, таким образом, получил наименование *Gorgoderina attenuata* (Stafford, 1902). Почти через двадцать лет после Корта Соколов и Кабаллеро (Sokoloff e Caballero, 1933) обнаружили в мочевом пузыре *Rana montezuma* в Мексике паразита, которого отнесли к *Gorgoderina attenuata*. Однако паразит, найденный Соколовым и Кабаллеро, по строению желточников, яичника, семенников, а также размеру яиц отличался от ранее описанного вида *Gorgoderina* (*Gorg.*) *attenuata* (Stafford, 1902) и потому он был выделен в новый вид (см. описание *Gorgoderina* (*Gorg.*) *skarbilovitschi*). *Gorgoderina* (*Gorg.*) *attenuata* (Stafford, 1902) до настоящего времени найден только в окрестностях оз. Онтарио и в северных штатах США и является таким образом типичным северным видом горгодерин.

Описание вида. Форма тела паразита веретенообразная. Кпереди от брюшной присоски тело конически суживается по направлению к переднему концу паразита. Кзади от брюшной присоски тело сильно вытянуто, в заднем конце червя заострено. Тело паразита несколько уплощено в дорзо-вентральном направлении, в поперечном сечении — овальное. Кутикула гладкая. Длина паразита 4,5—8,0 мм; наибольшая ширина 0,55 мм. Ротовая присоска субтерминальная, круглая, 0,28 мм в поперечном сечении. Брюшная присоска также круглая, в два — два с половиной раза крупнее ротовой, сильно выдается за края тела паразита, находится в передней четверти тела червя, 0,67 мм в диаметре. Соотношение размеров ротовой и брюшной присосок, как 1 : 2,4. Пищевод тонкий, трубковидный, сравнительно длинный. Ветви кишечника простые, трубковидные, тонкие, с одинаковым диаметром просвета на всем протяжении вплоть до слепых концов, находящихся сравнительно далеко кпереди от заднего конца тела червя. Развилок кишечника расположен почти посредине между ротовой и брюшной присоской. Яичник, желточники и семенники лежат позади брюшной присоски, между ветвями кишечника, на некотором расстоянии друг от друга. Семенники цельнокрайные, овальные или бобовидной формы, расположены наискось, один позади другого. Передний семенник лежит по диагонали, позади яичника, далеко кзади от правого желточника, возле правой кишечной ветви. Задний семенник находится почти посередине между яичником и задним концом тела червя, возле левой кишечной ветви. Крупный семенной пузырек находится вблизи переднего края брюшной присоски. Половое отверстие расположено несколько кзади от развилка кишечника. Яичник цельнокрайный, овальный, находится позади левого желточника, возле левой кишечной ветви. Желточники цельнокрайные, овальные или бобовидной формы, находятся сравнительно далеко кзади от брюшной присоски. Матка расположена позади брюшной присоски, между ветвями и кнаружи от ветвей кишечника. Размеры яиц 0,051—0,036 мм.

Цикл развития

Цикл развития этого паразита был изучен Ренкином (Rankin, 1939), который дал описание цикла развития паразита от яйца до половозрелой мариты.

Мирацидий имеет грушевидную форму, но способен сильно вытягиваться и сокращаться, вследствие чего постоянно меняет конфигурацию тела. Длина тела мирацидия 0,072 мм, ширина 0,039 мм. Подвижной мирацидий наблюдается еще в яйцах, находящихся в дистальных петлях матки половозрелых червей. Через пять минут после попадания яйца в воду, мирацидий уже выходит из него и свободно плавает возле самого дна водоема. Спустя 18 часов после выхода из яйца мирацидий остается еще подвижным, но затем активность его движений ослабевает и через 24 часа, если не встретит промежуточного хозяина, погибает. Тело мирацидия покрыто ресничками 0,013 мм длины, расположенными пучками на 24 эпидермальных клетках. Эти клетки лежат в четыре ряда. Первый ряд содержит шесть клеток, относительно небольших размеров, в виде неправильных треугольников. Второй ряд заключает восемь клеток, тупо закругленных и почти прямоугольных. Шесть клеток третьего ряда более крупных размеров, нежели клетки предыдущего ряда, и почти такой же формы, как клетки второго ряда. Последний ряд содержит четыре крупных клетки. Промежутки между клетками голые, не покрыты ресничками. На переднем и заднем концах тела мирацидия реснички также отсутствуют. Клетки с мелкими рефрактивными зернышками, видимыми только при добавлении нейтральной красной краски. Ядро овальное, прозрачное, расположено в центре клетки. В передней части тела мирацидия, кроме того, расположена группа крупных круглых клеток в количестве пяти, которые образуют, как полагает Ренкин, апикальную железу. В заднем конце тела мирацидия также находится группа, но уже мелких и круглых зародышевых клеток. В средней части тела мирацидия лежат две небольшие треугольной формы пламеневидные клетки. От этих клеток отходят довольно длинные извитые экскреторные каналы, открывающиеся экскреторными отверстиями на боковых поверхностях тела мирацидия.

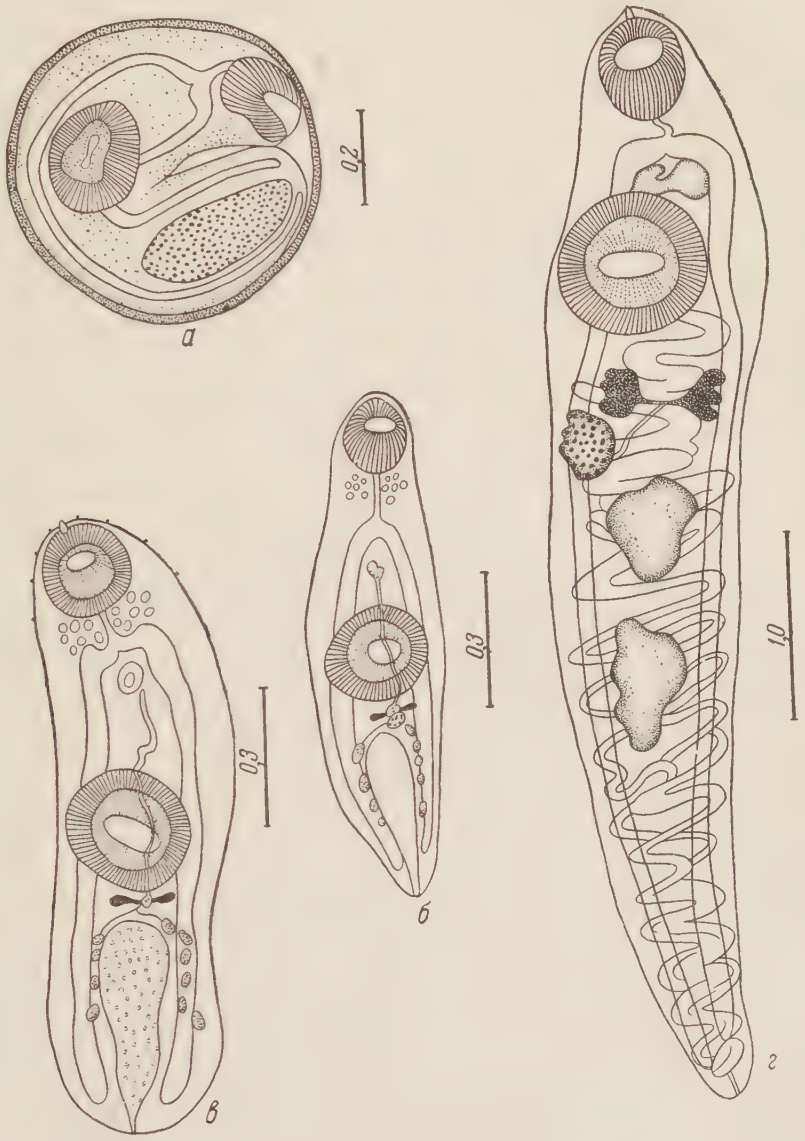
Спорогония. Промежуточным хозяином для данного вида паразита является моллюск *Sphaerium occidentale*. Проникновение мирацидия в жабры двустворчатого моллюска происходит пассивным путем. Плавающий возле дна водоема мирацидий может быть захвачен потоком воды и втягивается моллюском через сифон в мантийную полость. Попав в мантийную полость моллюска, мирацидий активно проникает в жабры, где и происходит процесс спорогонии.

Спороциста. Проникнув в жабры моллюска, мирацидий сбрасывает ресничный покров и продвигается с помощью червеобразных движений в эпидермальные клетки. Здесь он слегка удлиняется и формирует материнскую спороцисту размером 0,85 × 0,19 мм. Весь этот процесс происходит в течение 5 дней. Спороциста подвижная. В материнской спороцисте развиваются дочерние спороцисты, которые активно мигрируют к краю жабер. Там они прикрепляются одним концом к ткани жабер, тогда как другой сильно вытягивается и свободно свисает в мантийную полость. Размер дочерних спороцист 1,65 × 0,38 мм. Стенки дочерних спороцист толстые, неправильной формы, состоят из крупных клеток, расположенных вдоль по периферии стенки. Эти клетки являются зародышевыми. Крупные пламеневидные клетки, описанные Кроллом (Krull, 1935) для *Gorgodera* (*Antodera*) *amplicava* Looss 1899, Ренкином не были обнаружены. В дочерних спороцистах развиваются церкарии в количестве от 4 до 6; их передние концы (камеры) расположены ближе к переднему и заднему концам спороцисты, тогда как длинные хвосты находятся в средней части тела спороцисты.

124

124. *Gorgoderina* (*Gorgoderina*) *attenuata* (Stafford, 1902) (по Ренкину, 1939).

а— яйцо; *б* и *в* — мирацидии; *г* — спороциста с церкариями; *д* — церкарий; *е* — камера церкария; *эж* — церкарий, извлеченный из камеры; *з* — стилет



125. *Gorgoderina* (*Gorgoderina*) *attenuata* (Stafford, 1902) (по Ренкину, 1939)
а — метацеркарий в цисте; *б* — молодой метацеркарий; *в* — молодая марита; *г* — зрелая марита

Церкарий имеет форму сильно вытянутого цилиндрического тела с длинным хвостом. В передней, расширенной части хвоста — камере заключено тело церкария. Общая длина церкария вместе с длинным хвостом 8,753—9,628 мм. Камера 0,363 × 0,264 мм, овальной формы, с продолговатым отверстием на переднем конце. Стенки камеры охватывают несколько более половины тела трематоды. Извлеченный из камеры церкарий имеет удлиненно-овальную форму, 0,409—0,264 мм длины и 0,118—0,165 мм ширины. Кутикула церкария имеет продольную исчерченность. Чувствительные бугорки располагаются следующим образом: 14 вдоль тела от переднего до заднего конца церкария по обеим сторонам тела слева и справа, 4 расположены вокруг переднего конца тела церкария и 40 окружают ротовую присоску. На заднем конце тела церкария чувствительных бугорков нет. На переднем конце тела церкария, захватывая и передний край ротовой присоски, расположен вытянутой формы стилет. Размеры стилета 0.035 × 0,008 мм. Ротовая присоска овальной формы, размером 0,079—0,086 × 0,071—0,074 мм. Брюшная присоска также овальной формы, расположена несколько ближе к заднему, чем к переднему концу тела церкария; ее размеры 0,092—0,096 × 0,081—0,089 мм. Длинный диаметр ротовой присоски лежит параллельно длинной оси тела червя, тогда как длинный диаметр брюшной присоски расположен перпендикулярно к длинной оси тела церкария. Шесть пар клеток стилетовой железы расположены между ротовой и брюшной присосками. Цитоплазма клеток стилетовой железы зернистая, с прозрачным ядром. Протоки стилетовых желез открываются кпереди от ротовой присоски, возле острия стилета. Пищевод длинный, трубковидный, разделяется посередине между ротовой и брюшной присосками на две простых, трубковидных ветви кишечника, слепо заканчивающихся вблизи заднего конца тела церкария. Экскреторный пузырь длинный, трубковидный, расположен медианно, начиная от брюшной присоски до заднего конца тела трематоды. Пузырь окружен высокими цилиндрическими клетками, цитоплазма которых заполнена гранулами. Справа и слева в экскреторный пузырь позади брюшной присоски впадает по одному экскреторному сосуду. На уровне переднего края брюшной присоски эти крупные экскреторные сосуды разделяются на две ветви — переднюю и заднюю. Семенники, яичник, и желточники не дифференцированы и представляют собой единое образование в виде овального тела, состоящего из скопления клеток. Это образование находится тотчас же позади брюшной присоски, между ветвями кишечника. От него отходит кпереди тонкий тяж, состоящий из одного ряда клеток, который возле переднего края брюшной присоски формирует концевой половой аппарат.

Метацеркарий. Дальнейшее развитие церкария происходит в теле головастиков лягушек или тритонов. Развившиеся церкарии покидают тело моллюска и прикрепляются к донному субстрату или водным растениям. Проглоченные головастиками лягушек или тритонов, церкарии инцистируются и формируют метацеркарий. Циста округлой формы; сквозь ее покровы более или менее хорошо видны присоски и экскреторный пузырь свернувшегося червя. Быстро растущие цисты достигают через 5 дней после инцистирования 0,138 мм в диаметре, а через 32 дня 0,510 мм. Цисты не связаны с тканями тела хозяина, но лежат свободно в полости тела головастика. В сформированной цисте червь подвижен; он изредка ударяет передним концом своего тела в стенку цисты. Число чувствительных бугорков на поверхности тела метацеркария и на ротовой присоске постепенно уменьшается, вплоть до их полного исчезновения. Стилет

также исчезает, и на его месте остается небольшая выпуклость тела трематоды. Размеры восьминедельного метацеркария 1,32 × 0,363 мм. Ротовая присоска 0,132 мм в диаметре, брюшная присоска 0,264 мм в диаметре. Пищевод трубковидный, более короткий, чем у церкария. Развилок кишечника расположен ближе к ротовой, чем к брюшной присоске. Ветви кишечника простые, трубковидные, немного не доходят до заднего конца тела червя. Экскреторный пузырь большой, мешковидный, с тонкой стенкой. Внутри экскреторного пузыря находится много зерен и розетковидных образований, являющихся результатом деятельности цистогенных клеток. Рудиментарные желточники находятся позади брюшной присоски и тесно связаны с развивающимся яичником. Зачатковых семенников три с одной и шесть с другой стороны; они расположены позади брюшной присоски, возле кишечных ветвей. Половое отверстие находится кпереди от брюшной присоски, тотчас же кзади от развилка кишечника.

Маритогония. У незрелых молодых червей в теле дефинитивного хозяина желточники постепенно приобретают характерную для взрослых паразитов форму. Яичник увеличивается в размерах и отделяется от желточников. Два мелких семенника одной стороны сливаются в один передний, шесть — другой стороны — в крупный задний семенник. В результате у паразита остается только два семенника — характерное число для данного рода. Таким образом, замечает Ренкин, незрелые черви имеют некоторое морфологическое сходство с *Gorgodera* (*Antodera*) *amplicava* Looss, 1899, обладающего полиорхической системой.

Необходимо отметить, что наблюдение Ренкина (1939) над структурой семенников у метацеркариев данного вида в значительной степени расходится с исследованиями Синицына (1905), показавшего, что у горгодерин на ранних этапах развития имеется только два семенника. У церкариев многих горгодер также наблюдали диорхизм (Филиппи, 1854, Эрколани 1881, Лоосс, 1894 и др.). К сожалению, Ренкин (1939) не описывает подробно процесса слияния семенников у молодых паразитов *Gorgoderina* (*Gorgoderina*) *attenuata* (Stafford, 1902), и его замечание о сходстве в структуре семенников данного вида с *Gorgodera* (*Antodera*) *amplicava* Looss, 1899 лишь наводит на мысль о возможном смешении этих двух видов. При сравнении рисунков метацеркариев того и другого вида действительно обращает на себя внимание большое сходство обоих червей. С другой стороны, при своих исследованиях церкариев, метацеркариев и молодых развивающихся паразитов некоторых видов горгодер я неоднократно обращал внимание на нечеткую конфигурацию яичника, желточника и семенников, состоящих из групп клеток, легко распадающихся при легком надавливании на них. В связи с вышеизложенными соображениями, наблюдения Ренкина о полиорхизме у метацеркариев *Gorgoderina* (*Gorgoderina*) *attenuata* (Stafford, 1902) вызывают некоторые сомнения.

Литература: Stafford,1902, стр. 411—421; Looss, 1894, стр. 57—64; Синицын, 1905, стр. 49—51; Cort, 1912, стр. 151—166; Baer, 1930, стр. 43—46; Sokoloff e Caballero, 1933, стр. 15—21; Rankin, 1939, стр. 476—488.

Gorgoderina (*Gorgoderina*) *aurora* Ingles, 1936

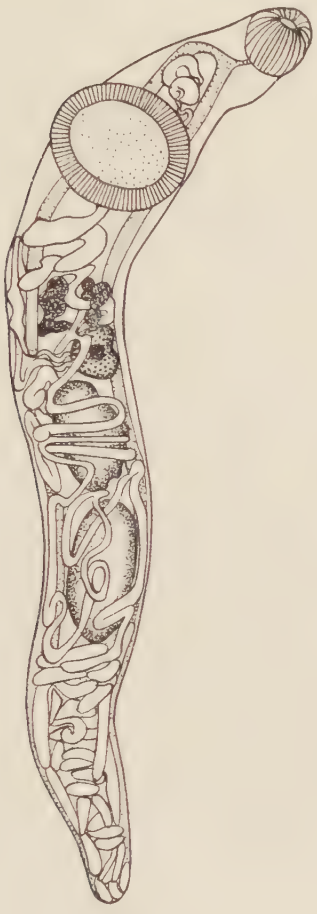
(Рис. 126)

Хозяин: лягушка (*Rana aurora* из сем. *Ranidae*).

Локализация: мочевой пузырь.

Место обнаружения: Северная Америка (Калифорния, Сан Франциско).

Описание вида (по Инглу, 1936). Форма тела паразита веретенообразная. Кпереди от брюшной присоски тело червя конически



126

126. *Gorgoderina* (*Gorgoderina*) *aurora* Ingles, 1936
(по Инглу, 1936)

суживается по направлению к ротовой присоске. Кзади от брюшной присоски тело сильно вытянуто, равномерно суживаясь по направлению к заднему концу паразита. Тело червя несколько уплощено в дорзо-вентральном направлении. Кутикула гладкая. В поперечном сечении тело червя немного напоминает слегка сплюснутый цилиндр, овальной формы. Длина паразита 5.8 мм; наибольшая ширина 0,65 мм. Соотношение ширины к длине тела приблизительно составляет 1 : 8,4; 1 : 12; в среднем 1 : 9,5. Ротовая присоска округлой формы, 0,31 мм в диаметре наибольшего сечения. Однако размеры ротовой присоски варьируют от 0,25 мм до 0,36 мм. Брюшная присоска крупная, слегка выдающаяся за края тела червя, 0,65 мм в диаметре наибольшего сечения. Размеры брюшной присоски варьируют от 0,52 мм до 0,78 мм. Соотношение размеров ротовой и брюшной присосок может быть представлено, как 1 : 2 ; 1 : 2,4. Пищевод сравнительно тонкий и короткий. Ветви кишечника простые, трубковидные, сравнительно тонкие и ровные на всем протяжении, немного не доходят до заднего конца тела червя. Развилок кишечника находится значительно ближе к ротовой, чем к брюшной, присоске. Яичник, желточники и семенники расположены позади брюшной присоски, между ветвями кишечника, сравнительно близко друг от друга. Семенники крупные, цельнокрайные, овальные, вытянуты параллельно длинной оси тела червя и расположены посередине, между ротовой и брюшной присосками, один за другим. Передний семенник лежит тотчас же позади яичника, на таком же расстоянии от брюшной присоски, как и задний семенник от заднего конца тела червя. Размеры переднего семенника 0,39—0,71 мм длины и 0,30—0,43 мм ширины. Размеры заднего семенника 0,31—0,82 мм длины и 0,22 —0,40 мм ширины. Семенной пузырек овальный, расположен посередине между развилком кишечника и передним краем брюшной присоски. Половое отверстие находится несколько ближе к развилку кишечника, чем к брюшной присоске. Яичник неправильно-овальной формы, расположен между желточником и передним семенником, возле кишечной ветви. Размер яичника 0,25—0,41 мм длины и 0,22—0,35 мм ширины. Желточники с неправильной формы крупными лопастями, вытянуты параллельно длинной оси тела червя и расположены кпереди от яичника и далеко кзади от брюшной присоски. Матка находится кзади от брюшной присоски, между ветвями кишечника, но отдельные ее петли, особенно вблизи заднего конца тела паразита, заходят также и кнаружи от кишечных стволов. Задние петли матки вблизи полового отверстия толстые. Яйца овальные, размером 0,015—0,022 × 0,022—0,032 мм.

Литература: Ingles, 1936, стр. 77—78.

Gorgoderina (*Gorgoderina*) *bilobata* Rankin, 1937

(Рис. 127)

Хозяева: хвостатые амфибии (*Desmognatus fuscus*, *Pseudotriton montanus*, *Pseudotriton ruber* из сем. *Pletodontidae* и *Ambystoma opacum* из сем. *Ambystomidae*).

Локализация: мочевой пузырь.

Место обнаружения: Северная Америка (Северная Каролина).

Описание вида (по Ренкину, 1937). Форма тела паразита веретенообразная. Кпереди от брюшной присоски тело червя конически суживается по направлению к ротовой присоске. Кзади от брюшной присоски тело паразита сильно вытянуто и постепенно суживается по направлению

к заднему концу тела червя. Тело паразита несколько уплощено в дорзо-вентральном направлении; в поперечном сечении — овальное. Кутикула гладкая. Длина червя 3,49—8,16 мм; наибольшая ширина 0,85—1,72 мм. Ротовая присоска 0,46—0,78 × 0,43—0,80 мм. Брюшная присоска несколько больше ротовой, за края тела паразита не выдается; ее размер 0,50—1,13 × 0,53—1,13 мм. Соотношение размеров ротовой и брюшной присосок как 1 : 1,26. Пищевод тонкий, относительно короткий и слегка извитой. Ветви кишечника простые, трубковидные, довольно тонкие и ровные на всем протяжении, слепо заканчиваются недалеко от заднего конца тела паразита. Экскреторное отверстие находится в заднем конце тела червя и расположено несколько дорзально. Экскреторный пузырь длинный тонкий, трубковидный. Яичник, желточники и семенники расположены позади брюшной присоски, между ветвями кишечника, сравнительно близко друг от друга. Семенники неправильно-овальной формы, лежат медианно один позади другого в задней половине тела червя. Передний семенник находится по диагонали, против яичника, сравнительно далеко кзади от желточников. Задний семенник расположен далеко кпереди от заднего конца тела червя. Размеры переднего семенника 0,45 × 0,36 мм, заднего — 0,54 × 0,32 мм. От семенников отходят vasa efferentia, которые на уровне желточников сливаются в непарный vas deferens, идущий кпереди и формирующий небольшой овальный семенной пузырек. Последний расположен тотчас же позади развилка кишечника. Половое отверстие открывается на уровне развилка кишечника. Яичник цельнокрайный, овальный, расположен между передним семенником и желточником и лежит частично на кишечной ветви. Размер яичника 0,37 × 0,28 мм. Желточники вытянуты перпендикулярно к длинной оси тела червя, довольно крупные, с двумя-тремя лопастями, расположены сравнительно далеко кзади от брюшной присоски. Матка находится кзади от брюшной присоски, между ветвями и частично кнаружи от кишечных ветвей. Петли матки тонкие, за исключением задних ее отделов вблизи полового отверстия, где петли матки сильно расширены. Многочисленные яйца овальной формы, размером 0,036 × 0,022 мм.

Литература: Rankin, 1937, стр. 29—42.

Gorgoderina (*Gorgoderina*) *capsensis* Joyeux et Baer, 1934

(Рис. 128)

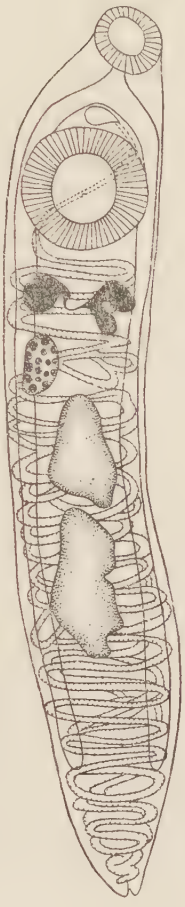
Хозяин: лягушка (*Rana ridibunda* из сем. *Ranidae*).

Локализация: мочевой пузырь.

Место обнаружения: Африка (Тунис, оазис Гафза).

Описание вида (по Жуайэ и Бэру, 1934). Форма тела паразита веретенообразная. Кпереди от брюшной присоски тело конически сужи-вается по направлению к переднему концу паразита. Кзади от брюшной присоски тело сильно вытянуто, в заднем конце червя заострено. Тело паразита несколько уплощено в дорзо-вентральном направлении, в поперечном сечении овальное. Кутикула гладкая. Длина червя 6 мм; наибольшая ширина 0,9 мм. Ротовая присоска субтерминальная, круглая, 0,3 мм в диаметре. Брюшная присоска также круглая, вдвое крупнее ротовой, расположена в передней пятой части тела червя, за края тела паразита не выдается, 0,6 мм в диаметре. Соотношение размеров ротовой и брюшной присосок, как 1 : 2. Пищевод прямой, трубковидный, корот-кий и толстый, 0,2 мм длины. Ветви кишечника простые трубковидные,

127



128

127. *Gorgoderina* (*Gorgoderina*) *bilobata* Rankin, 1937 (по Ренкину, 1937)
128. *Gorgoderina* (*Gorgoderina*) *capsensis* Joyeux et Baer, 1934 (по Жуайе и Бэру, 1934)

одинакового диаметра на всем протяжении, вплоть до слепых концов, которые находятся сравнительно далеко кпереди от заднего конца тела червя. Экскреторное отверстие расположено дорзально в заднем конце тела паразита. Экскреторный пузырь длинный, трубковидный. Яичник, желточники и семенники находятся позади брюшной присоски, между ветвями кишечника и лежат на некотором расстоянии друг от друга. Семенники лопастные, находятся в задней половине тела червя, один позади другого. Передний семенник лежит наискось, позади яичника, возле левой кишечной ветви. Задний семенник расположен почти посередине между яичником и задним концом тела червя, возле правой кишечной ветви. Размеры переднего семенника 0,6 мм, заднего — 0,8 мм в диаметре наибольшего сечения. Грушевидный семенной пузырек лежит перпендикулярно к длинной оси тела червя, между передним краем брюшной присоски и развилком кишечника. Половое отверстие находится позади и несколько сбоку от развилка кишечника. Яичник неправильно-овальной формы, находится позади правого желточника, возле правой кишечной ветви, 0,3 мм длины. Желточники находятся на некотором расстоянии кзади от брюшной присоски. Правый желточник цельнокрайный, овальный, левый — двухлопастной. Матка расположена позади брюшной присоски, между ветвями и кнаружи от ветвей кишечника. Размер зрелых яиц 0,032 × 0,021 мм.

Цикл развития

По данным Жуайэ и Бэра (1934), цикл развития данного вида паразита протекает в общих чертах так же, как это было описано Лооссом (1894) и Синицыным (1905) для *Gorgodera* (*Gorgodera*) *cygnoides* (Zed., 1800). При попадании яйца в воду из него тотчас же выходит мирацидий. Жуайэ и Бэр не приводят описания мирацидия, но указывают, что этими мирацидиями им удалось заразить моллюска *Pisidium nitidum*. Опыты производились в середине октября. «15 экземпляров *P. nitidum*,— утверждают авторы,— были вскрыты через 25 дней; в них было найдено 226 вполне удовлетворительно развитых личинок». Описания спороцист и церкариев авторы также не приводят. Далее они сообщают о своих наблюдениях над миграцией паразитов у окончательных хозяев — лягушек. «При исследовании мышц брюшной стенки,— сообщают Жуайэ и Бэр,— путем сдавливания их между двумя пластинками, мы обнаружили трех молодых горгодерин, морфологически сходных с нашим видом *Gor. capsensis*. Они не были инцистированы. Размер их 3 мм». «Мы не думаем,— продолжают далее авторы,— что здесь могла иметь место возможная ошибка, следовательно, миграция происходила у бразильских видов иначе, чем у вида африканского» (Joyeux et Baer, 1934). На основании наблюдений, Жуайэ и Бэр пришли к выводу, что заражение лягушек произошло в начале мая, и процесс миграции проходит, по меньшей мере, в течение 53 дней.

Литература: Joyeux et Baer, 1934, стр. 197—201; Walton, 1938, стр. 1—24.

Gorgoderina (*Gorgoderina*) *intermedia* Holl, 1928

(Рис. 129 и 129а)

Хозяин: хвостатая амфибия (*Triturus viridescens* из сем. *Salamandridae*).

Локализация: мочевой пузырь.

Место обнаружения: Северная Америка (Северная Каролина).

Описание вида (по Холлу, 1928). Форма тела паразита ланцетовидно-веретенообразная. Кпереди от брюшной присоски тело червя

конически суживается по направлению к ротовой присоске. Кзади от брюшной присоски тело расширено, вытянуто и тупо закруглено в заднем конце паразита. Тело червя несколько уплощено в дорзо-вентральном направлении. Кутикула гладкая. Длина паразита 1,44—2,76 мм; наибольшая ширина в задней части тела, на уровне семенников 0,425 мм. Ширина тела червя позади ротовой присоски 0,221 мм. Ротовая присоска круглая, 0,238 мм в диаметре. Брюшная присоска расположена в передней трети тела червя, округлой формы, значительно крупнее ротовой, размером 0,391 мм в поперечном сечении. Соотношение размеров ротовой и брюшной присосок, как 1 : 1,56; 1 : 1,87. Пищевод тонкий, сравнительно длинный, трубковидный и прямой, 0,153 мм длины. Ветви кишечника простые, трубковидные, с более широким просветом возле слепых концов; до заднего конца тела паразита кишечные стволы не доходят. Развилок кишечника находится ближе к брюшной, чем к ротовой, присоске. Яичник, желточники и семенники находятся позади брюшной присоски, между ветвями кишечника. Семенники расположены несколько по диагонали, один позади другого. Передний семенник лежит сбоку и несколько кзади от яичника и левого желточника. Он имеет не совсем правильную овальную форму. Задний семенник находится довольно далеко кзади от яичника возле слепого конца правой кишечной ветви, но значительно удален кпереди от заднего конца тела червя. Задний семенник неправильно-овальной формы с небольшими лопастями. Размер переднего семенника 0,16 × 0,106 мм, заднего — 0,106 × 0,078 мм. Половая бурса и половое отверстие находятся посередине между передним краем брюшной присоски и развилком кишечника. Яичник неправильно-овальной формы, с небольшими лопастями, находится вплотную позади правого желточника и впереди переднего семенника, возле правой кишечной ветви. Размер яичника 0,167 × 0,114 мм. Яйцевод отходит от дорзальной стороны яичника. Тельце Мелиса небольшое, розетковидное. Лауреров канал имеется. Желточники компактные, лопастные, вытянуты параллельно продольной оси тела червя. Расположены желточники тотчас же кпереди от яичника и переднего семенника и далеко кзади от брюшной присоски. Матка расположена довольно далеко кзади от брюшной присоски, между ветвями и кнаружи от ветвей кишечника. Петли матки везде одинаково тонкие. Размеров яиц Холл не приводит.

Литература: Holl, 1928, стр. 179—180.

Gorgoderina (*Gorgoderina*) *megalorchis* Bravo Hollis, 1948

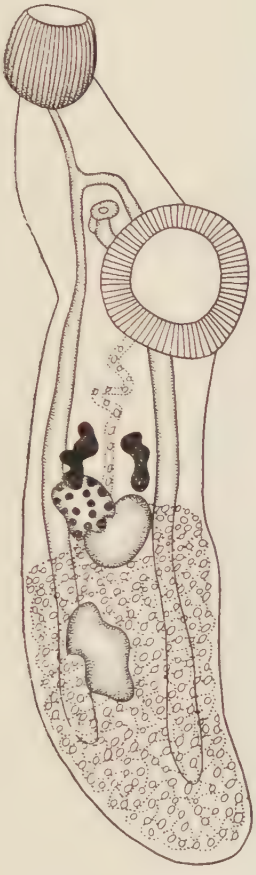
(Рис. 130)

Хозяин: жаба (*Bufo marinus* из сем. *Bufonidae*).

Локализация: мочевой пузырь.

Место обнаружения: Америка (Мексика).

Описание вида (по Браво Холлис, 1948). Форма тела паразита веретенообразная. Кпереди от брюшной присоски тело конически суживается по направлению к переднему концу тела червя. Кзади от брюшной присоски тело сильно вытянуто, в заднем конце заострено. Тело паразита несколько уплощено в дорзо-вентральном направлении. Кутикула гладкая. Ротовая присоска субтерминальная, круглая. Брюшная присоска также круглая, почти вдвое крупнее ротовой, за края тела паразита не выдается. Расположена брюшная присоска в передней пятой части тела червя. Пищевод сравнительно тонкий, трубковидный и короткий. Ветви



129

129a

129. *Gorgoderina* (*Gorgoderina*) *intermedia* Hall, 1928 (по Холлу, 1928)
129а. *Gorgoderina* (*Gorgoderina*) *intermedia* Hall, 1928 (по Холлу, 1928)
Женская половая система

130

130. *Gorgoderina* (*Gorgoderina*) *megalorchis* Bravo Hollis, 1948
(по Браво Холлис, 1948)

кишечника простые, трубковидные, немного не доходят до заднего конца тела паразита. Слепые концы кишечных стволов близко подходят друг к другу. Яичник, желточники и семенники расположены разреженно, на некотором расстоянии друг от друга, в задней части тела червя, позади брюшной присоски, между ветвями кишечника. Семенники лопастные, расположены медианно, один за другим. Передний семенник треугольной формы, с небольшими лопастями, расположен по диагонали, позади яичника и далеко кзади от правого желточника, несколько ближе к правой кишечной ветви. Задний семенник вытянут параллельно оси тела червя, с большими лопастями, находится далеко кпереди от заднего конца тела червя. Оба семенника находятся почти на равном расстоянии между брюшной присоской и задним концом тела паразита. Половое отверстие расположено несколько кзади от развилка кишечника. Яичник яйцевидной формы, расположен довольно далеко кзади от брюшной присоски, тотчас же позади левого желточника, возле левой кишечной ветви. Желточники неправильно-овальной формы с небольшими лопастями, расположены на некотором расстоянии кзади от брюшной присоски. Матка находится позади брюшной присоски, между ветвями и кнаружи от кишечных ветвей.

Литература: Bravo Hollis, 1948, стр. 154.

Gorgoderina (*Gorgoderina*) *multilobata* Ingles et Langston, 1933

(Рис. 131)

Хозяева: лягушки (*Rana boylii*, *R. aurora* из сем. *Ranidae*).
Локализация: мочевой пузырь.
Место обнаружения: Северная Америка (Калифорния).
Описание вида (по Инглу и Лэнстону, 1933). Форма тела паразита веретенообразная. Кпереди от брюшной присоски тело червя конически суживается по направлению к ротовой присоске. Кзади от брюшной присоски тело червя сильно вытянуто, в заднем конце заострено; оно несколько уплощено в дорзо-вентральном направлении, в поперечном сечении — овальное. Кутикула гладкая. Длина червя 7,1—11,7 мм у экземпляров от *R. boylii* и 5,5 мм у экземпляров от *R. aurora*. Наибольшая ширина 0,9—2,3 мм у экземпляров от *R. boylii* и 1,0 мм у экземпляров от *R. aurora*. Паразиты, собранные у *R. boylii* близ Чикаго в октябре, были 92 мм длины, а в апреле близ Санта-Круц — 7,8 мм длины. Отношение длины к ширине тела паразита можно представить, как 3,8 : 1; 8,5 :1. Ротовая присоска округлой формы, 0,35—0,69 мм в диаметре, в среднем 0,47 мм в поперечном сечении. Брюшная присоска значительно крупнее ротовой, расположена в передней пятой части тела червя, округлой формы, 0,60—1,09 мм в диаметре; в среднем — 0,82 мм в поперечном сечении. Соотношение размеров ротовой и брюшной присосок, как 1 : 1,69. Брюшная присоска слегка выдается за край тела червя. Ротовое отверстие расположено терминально, овальной формы, вытянуто в поперечном к длинной оси тела червя направлении. Пищевод сравнительно тонкий и короткий, 0,17 мм длины и 0,07 мм в диаметре поперечного сечения. Ветви кишечника простые, трубковидные, сравнительно тонкие и ровные на всем протяжении, слепо заканчиваются вблизи заднего конца тела червя. Развилок кишечника находится значительно ближе к ротовой, чем к брюшной, присоске. Яичник, желточники и семенники расположены позади брюшной присоски, между ветвями кишечника, сравнительно да-

леко друг от друга. Семенники неправильно-овальной формы, расположены в задней половине тела червя, по диагонали, один позади другого. Передний семенник лежит наискось, позади яичника, почти на равном расстоянии от брюшной присоски и заднего конца тела червя. Задний семенник находится далеко кзади от яичника и далеко кпереди от заднего конца тела червя. Размер переднего семенника 0,58 × 0,39 мм, заднего — 0,64 × 0,36 мм. Семенной пузырек сильно вытянутой овальной формы, расположен возле переднего края брюшной присоски. Половое отверстие почти посередине между передним краем брюшной присоски и развилком кишечника. Яичник овальный, лежит позади желточника, возле кишечной ветви, либо с правой, либо с левой стороны тела червя. В центральной части тела яичника находится шаровидное образование, заполненное крупными клетками. Размер яичника 0,42 × 0,27 мм. Тельце Мелиса небольшое, расположено посередине между желточниками. Лауреров канал имеется. Желточники гроздевидные, состоят приблизительно из восьми фолликулов каждый. Расположены желточники далеко кзади от брюшной присоски. Матка находится позади брюшной присоски, между ветвями кишечника. Петли матки, расположенные вблизи полового отверстия, толстые. Яйца овальные; их размер 0,027 × 0,020 мм.

Литература: Ingles and Langston, 1933, стр. 243—246; Ingles, 1936, стр. 73—92.

Gorgoderina (*Gorgoderina*) *orientalis* Strom, 1940

(Рис. 132)

Хозяин: лягушка (*Rana ridibunda* из сем. *Ranidae*).

Локализация: мочевой пузырь.

Место обнаружения: СССР (г. Ош).

Описание вида (по Штрому, 1940). Форма тела паразита веретенообразная, узкая и сильно вытянутая. Тело паразита несколько уплощено в дорзо-вентральном направлении. Кутикула гладкая. Длина паразита 7,8 мм; наибольшая ширина на уровне заднего семенника 0,69 мм. Субтерминальная ротовая присоска овальной формы, размером 0,34 × × 0,38 мм. Брюшная присоска значительно крупнее ротовой, несколько выступает за края тела червя, размером 0,73 × 0,65 мм. От переднего конца тела брюшная присоска находится на расстоянии 0,91 мм. Пищевод тонкий, 0,28 мм длины. Ветви кишечника простые, трубковидные, сравнительно толстые, до заднего конца тела червя немного не доходят, слепые концы кишечных ветвей сближены. Развилок кишечника находится приблизительно посередине между ротовой и брюшной присосками. Яичник, желточники и семенники находятся позади брюшной присоски, между ветвями кишечника. Семенники неправильно-овальной формы, сильно вытянуты параллельно длинной оси тела червя. Лежат семенники несколько наискось, один позади другого. Передний семенник передним краем лежит на уровне заднего края яичника, возле левой кишечной ветви. Задний семенник значительно крупнее переднего, расположен почти посередине между яичником и задним концом тела червя, возле правой кишечной ветви. Расстояние между семенниками около 0,66 мм. У переисследованных мною типов Штрома семенники были отделены друг от друга на расстоянии от 0,5 мм до 0,9 мм. Размеры переднего семенника 0,67 × × 0,15 мм, заднего — 0,98 × 0,25 мм. Семенной пузырек овально-грушевидной формы, расположен у переднего края брюшной присоски. Половое

131

132

131. *Gorgoderina* (*Gorgoderina*) *multilobata* Ingles et Langston, 1933 (по Инглу и Лэнстону, 1933)

132. *Gorgoderina* (*Gorgoderina*) *orientalis* Strom, 1940 (по Штрому, 1940)

отверстие находится позади развилка кишечника. Яичник неправильно-овальной формы, расположен возле правой кишечной ветви, позади правого желточника, приблизительно на расстоянии 1 мм от заднего края брюшной присоски. Желточники глубоколопастные; число лопастей от 1 до 5. Расположены желточники сравнительно далеко кзади от брюшной присоски.

Матка находится позади брюшной присоски, между ветвями и кнаружи от кишечных ветвей; ее задние петли — вблизи полового отверстия, толстые. Яйца мелкие, с тонкой желтой оболочкой без крышечки. Размер яиц вблизи брюшной присоски 0,032—0,034 × 0,019—0,021 мм. Штром (1940) приводит в своей работе таблицу измерений шести из 37 найденных им паразитов данного вида.

Как видно из приводимой таблицы, расхождения в величине и расположении органов у отдельных паразитов по сравнению с типом (в таблице — экз. № 1) незначительны, но представляют интерес для суждения об индивидуальной изменчивости червей данного вида.

Литература: Штром, 1940, стр. 189—191.

Gorgoderina (*Gorgoderina*) *skarbilovitschi* Pigulevsky, 1953

Синоним: *Gorgoderina attenuata* Sokoloff et Caballero, 1933, nec *Gorgoderina attenuata* (Stafford, 1902)

(Рис. 133 и 133а)

Хозяин: лягушка (*Rana montezuma* из сем. *Ranidae*).

Локализация: мочевой пузырь.

Место обнаружения: Америка (Мексика).

Историческая справка. В мочевом пузыре лягушки в Мексике Соколов и Кабаллеро (Sokoloff e Caballero, 1933) обнаружили паразита, которого отнесли к *Gorgoderina attenuata* (Stafford, 1902). Вид этот, однако, до Соколова и Кабаллеро был найден только в северной части Северной Америки в районе оз. Онтарио в Канаде и США. В южных штатах Северной Америки этот вид ни разу не был найден.

Паразит, описанный Соколовым и Кабаллеро под именем *Gorgoderina attenuata*, по строению желточников и семенников не подходит к паразитам, описанным под тем же видовым названием Стэффордом и Кортом. В связи с гроздевидным строением желточников, паразит, найденный Соколовым и Кабаллеро, может еще быть сравнен с *Gorgoderina simplex* (Looss, 1899). Но у этого последнего вида брюшная присоска не выдается за края тела червя и соотношение размеров ротовой и брюшной присосок у него, как 1 : 1,3—1,6, тогда как у червя, найденного Соколовым и Кабаллеро, брюшная присоска выдается за края тела червя и соотношение размеров ротовой и брюшной присосок, как 1 : 3; кроме того, у мексиканского паразита глубоколопастные семенники, чего не наблюдается у *G. simplex*. Наконец, по характеру строения семенников, разделенных на 3—5 частей, несколько напоминающих 3—5 семенников горгодер, паразит, найденный Соколовым и Кабаллеро, вообще резко выделяется среди всех доныне описанных видов рода *Gorgoderina*. В связи с этим считаю необходимым выделить этого паразита в новый вид, который называю *Gorgoderina* (*Gorgoderina*) *skarbilovitschi* nov. spec.

Описание вида (по Соколову и Кабаллеро, 1933). Форма тела паразита веретенообразная. Кпереди от брюшной присоски тело червя

Измерения шести экземпляров *Gorgoderina orientalis Strom*, 1940, в мм (по Штрому, 1940)

Признаки	Номера экземпляров					
	1	2	3	4	5	6
Длина	7,8	7,6	8,0	5,54	7,2	6,94
Ширина	0,69	0,90	0,86	0,90	0,733	0,748
Ротовая присоска . . .	0,34×0,38	0,40×0,40	0,37×0,40	0,37×0,34	0,352×0,337	0,323×0,337
Брюшная присоска . .	0,73×0,74	0,77×0,73	0,70×0,67	0,59×0,59	0,674×0,601	0,688×0,616
Расстояние брюшной присоски от переднего конца тела	0,91	1,40	1,26	0,84	1,033	1,026
Яичник	0,47×0,19	0,42×0,29	0,45×0,25	0,35×0,25	0,381×0,264	0,461×0,249
Передний семенник . .	0,67×0,15	0,54×0,25	0,46×0,36	0,35×0,16	0,577×0,279	0,440×0,293
Задний семенник . . .	0,98×0,25	0,59×0,25	0,95×0,26	0,40×0,16	0,631×0,323	0,645×0,205
Число лопастей желточника	3 и 5	3 и 5	5 и 1	4 и 2	3 и 3	2 и 5
Размер яиц	0,032—0,034× 0,019—0,021	0,030—0,031× 0,021	0,030—0,034× 0,019—0,021	0,028—0,032× 0,019—0,021	0,030—0,034× 0,019—0,021	0,028—0,034× 0,019—0,021

133 *133a*

133. *Gorgoderina* (*Gorgoderina*) *skarbilovitschi* Pigulevsky, 1953
(по Пигулевскому, 1953)

133а. *Gorgoderina* (*Gorgoderina*) *skarbilovitschi* Pigulevsky, 1953
(по Соколову и Кабаллеро, 1933)

Размеры и строение органов *G. (G.) attenuata* по разным авторам, в мм

Признаки	*G. attenuata* (по Стэффорду, 1902)	*G. attenuata* (по Корту, 1912)	*G. attenuata* (по Соколову и Кабаллеро, 1933)
Длина паразита	4,5	4,5—8	3—10
Ширина паразита . . .	0,55	0,55	2
Размеры ротовой присоски	0,28	0,28	0,19
Размеры брюшной присоски	0,67	0,67	0,56
Строение семенников .	Цельнокрайные, овально-бобовидной формы	Цельнокрайные, овальной или овально-бобовидной формы	Глубоколопастные с 3—5 лопастями, насквозь прорезывающими семенники
Строение яичника . . .	Бобовидный	Овальный	Слаболопастной
Строение желточников	Бобовидные	Овальные	Гроздевидные, состоят из 4 фолликулов каждый
Размер яиц	0,051×0,036	0,051×0,036	0,048×0,032
Хозяин паразита . . .	*Rana catesbiana, R. pipiens*	*Rana catesbiana*	*Rana montezuma*
Место обнаружения . .	Канада	Канада	Мексика

конически суживается по направлению к ротовой присоске. Кзади от брюшной присоски тело паразита сильно вытянуто, в заднем конце заострено; оно несколько уплощено в дорзо-вентральном направлении; в поперечном сечении напоминает слегка сдавленный цилиндр овальной формы. Длина паразита 3—10 мм; наибольшая ширина на уровне переднего семенника 2 мм. Ротовая присоска круглая, 0,19 мм в диаметре. Брюшная присоска также круглая, в три раза крупнее ротовой, сильно выдается за края тела червя. Расположена брюшная присоска в передней трети тела паразита. Размер брюшной присоски 0,56 мм в диаметре. Соотношение размеров ротовой и брюшной присосок, как 1: 3. У молодых экземпляров брюшная присоска расположена в передней половине тела червя и также выдается за края тела паразита. Соотношение размеров ротовой и брюшной присосок у молодых экземпляров, как 1 : 2; 1 : 2,3. Пищевод длинный, тонкий, 0,35 мм длины, с очень мелкими боковыми выступами в виде морщин. Ветви кишечника тонкие, более или менее одинакового диаметра на всем протяжении. Слепые концы кишечника сильно сближены. До заднего конца тела червя кишечные ветви немного не доходят.

Экскреторное отверстие расположено дорзально в заднем конце тела паразита. Экскреторный пузырь длинный, трубковидный. Яичник, желточники и семенники как у молодых, так и у взрослых паразитов расположены позади брюшной присоски, между ветвями кишечника, довольно близко друг от друга. Семенники вытянуты параллельно длинной оси тела червя и состоят из 3—5 глубоких лопастей каждый. Эти лопасти прорезывают семенник насквозь по всей его ширине. У более молодых число лопастей меньше, у половозрелых паразитов их больше. Семенники лежат несколько наискось, один позади другого, в задней половине тела червя. Передний семенник находится либо тотчас же позади желточника, почти на уровне яичника, как это имеет место у более молодых червей, либо довольно далеко кзади от желточника и наискось, кзади от яичника, возле левой кишечной ветви. Задний семенник расположен далеко кзади от яичника и далеко кпереди от заднего конца тела паразита. От семенников отходят vasa efferentia, которые несколько кпереди от желточников сливаются в непарный vas deferens, формирующий крупный овальный семенной пузырек. Этот последний лежит посередине между передним краем брюшной присоски и развилком кишечника. Половое отверстие находится несколько кзади от развилка кишечника. Размер переднего семенника 0,35 × 0,32 мм, заднего — 0,63 × 0,32 мм. Яичник овальный, довольно крупный, с небольшими лопастями, расположен тотчас же позади правого желточника, возле правой кишечной ветви, несколько кпереди и наискось от переднего семенника. Размер яичника 0,46 × 0,24 мм. Тельце Мелиса небольшое. Лауреров канал имеется. Желточники вытянуты параллельно длинной оси тела червя, лежат далеко кзади от брюшной присоски. Оба желточника состоят из четырех четко отделенных фолликулов каждый. Фолликулы желточников либо расположены по прямой линии, либо образуют крестообразную фигуру. У молодых паразитов желточники также гроздевидные, но расположены не так далеко кзади от брюшной присоски, как у половозрелых паразитов. Матка находится позади брюшной присоски, между ветвями и кнаружи от кишечных ветвей. Задние петли матки вблизи полового отверстия несколько более толстые, чем петли, лежащие ближе к яичнику. Яйца овальные, размером 0,048 × × 0,032 мм.

Литература: Looss, 1899, стр. 521—784; Stafford, 1902, стр. 411—421; Cort, 1912, стр. 151—166; Sokoloff e Caballero, 1933, стр. 15—21.

Gorgoderina (*Gorgoderina*) *skrjabini* Pigulevsky, 1953[1]

(Рис. 134)

Хозяин: лягушка (*Rana temporaria* из сем. *Ranidae*).

Локализация: мочевой пузырь.

Место обнаружения: СССР (окрестности г. Ленинграда).

Описание вида. Форма тела паразита веретенообразная. Кпереди от брюшной присоски тело конически суживается к переднему концу червя. Кзади тело сильно вытянуто; оно несколько уплощено в дорзовентральном направлении, в поперечном сечении не плоское, а овальное. Живые черви оранжево-желтого цвета; движения у паразитов вялые. Кутикула гладкая, тонкая. Сквозь кутикулу видны желточники в виде белых образований; такого же цвета и тельце Мелиса. Семенники и яичники видны несколько слабее. Хорошая видимость почти всех органов

[1] Публикуется впервые.

134

134. *Gorgoderina* (*Gorgoderina*) *skrjabini* Pigulevsky, 1953
(по Пигулевскому, 1953)

червей позволила произвести наблюдения над изменением в топографии яичника, желточников и семенников при движении паразита даже без применения прижизненной окраски нейтральной красной краской. Длина паразита до 9—10 мм; наибольшая ширина 1,87 мм. Ротовая присоска круглая или овальная, размером 0,63—0,66 × 0,64—0,67 мм. Брюшная присоска также круглая или овальная, значительно крупнее ротовой, за края тела червя не выдается и расположена в передней пятой части тела паразита. Размеры брюшной присоски 0,96—0,97 × 0,97—0,98 мм. Соотношение размеров ротовой и брюшной присосок, как 2 : 3. Пищевод длинный и узкий, довольно тонкий и несколько извитой. Длина пищевода 0,39 мм, ширина 0,06 мм. Ветви кишечника простые, трубковидные, 0,12 мм в диаметре; вблизи задних слепых концов кишечные ветви несколько расширяются. До заднего конца тела червя кишечные ветви немного не доходят. Слепые концы кишечных стволов довольно значительно сближены между собой. Развилок кишечника находится посредине между передним краем брюшной присоски и ротовой присоской. Экскреторное отверстие находится в заднем конце тела червя, расположено несколько дорзально. Между экскреторным отверстием и желточниками медианно расположен экскреторный пузырь; он имеет вид извитой трубки с очень тонким щелевидным просветом, который несколько расширяется вблизи заднего конца тела червя. Яичник, желточники и семенники расположены компактно позади брюшной присоски, между ветвями кишечника, почти посередине между брюшной присоской и задним концом тела червя. Семенники парные, цельнокрайные, овальные или яйцевидные, лежат наискось один против другого. Передний семенник находится тотчас же позади правого желточника, несколько наискось против яичника, возле правой кишечной ветви. Задний семенник лежит позади яичника, возле левой кишечной ветви, посредине между брюшной присоской и задним концом тела червя. Размеры переднего семенника 0,63 мм длины и 0,49 мм ширины. Размеры заднего семенника 0,67 мм длины и 0,45 мм ширины. От переднего края каждого семенника отходят сильно извитые правый и левый vas efferens, которые кпереди от желточников сливаются в непарный vas deferens. Этот последний в виде сильно извитого тонкого канала направляется кпереди от брюшной присоски. Мужской концевой половой аппарат представлен овальной половой бурсой 0,32 мм длины, заключающей изогнутый в виде буквы S семенной пузырек 0,18 мм длины и сильно развитую простатическую часть. Половое отверстие открывается тотчас же позади развилка кишечника. Яичник овальный, цельнокрайный, расположен вплотную позади левого желточника, возле левой кишечной ветви, наискось от переднего семенника. Яичник, желточники и семенники образуют, таким образом, фигуру треугольника. Яичник 0,33 мм длины и 0,21 мм ширины. От яичника отходит сильно развитой яйцевод, в своей начальной части несколько расширенный. Тельце Мелиса крупное, довольно хорошо очерченное, круглой или овальной формы, состоит из многочисленных одноклеточных желез, располагающихся в виде розетки и окружающих небольших размеров оотип. Желточники гроздевидные; каждый желточник состоит из трех крупных овальных или яйцевидных долек, лежащих одна за другой, параллельно длинной оси тела червя. Желточные протоки позади тельца Мелиса сливаются в непарный проток, впадающий с дорзальной стороны в оотип. Оба желточника более или менее одинаковы: 0,52 мм длины и 0,21 мм ширины. Желточные дольки 0,19—0,22 мм длины и 0,10—0,21 мм ширины. Матка расположена кзади от брюшной присоски, между ветвями и кнаружи от

кишечных ветвей. Многочисленные петли матки сильно перевиты друг с другом, сравнительно тонки, за исключением задних петель, расположенных ближе к половому отверстию. Эти петли в 4—5 раз превышают диаметр всех остальных петель матки. Яйца очень мелкие, овальные с тонкой светложелтой оболочкой. Размер яиц 0,010—0,015 × 0,009—0,013 мм.

Найденный паразит в количестве пяти экземпляров у двух лягушек оказался редким видом. Он ни разу не был найден у *Rana ridibunda* в Средней Азии, в Поволжье (окрестности Саратова), и только, при вскрытии около 1200 лягушек за последние годы в Ленинграде, мне удалось найти этот вид у *Rana temporaria*. Найденный паразит отличается крупными размерами, не менее 9 мм длины. Расположение желточников далеко кзади от брюшной присоски заставило отнести его к подроду *Gorgoderina*, а строение и расположение половых органов к новому виду. Найденный вид по характеру своего строения может быть сравнен с *Gorgoderina* (*Gorgoderina*) *simplex* (Looss, 1899) и *G.* (*Gorgoderina*) *vitelliloba* (Olsson, 1876). От *G.* (*Gorgoderina*) *vitelliloba* (Olsson, 1876) новый вид отличается строением желточников, имеющих по три четких овально-яйцевидных фолликула каждый, в то время как у *G.* (*Gorgoderina*) *vitelliloba* (Olsson, 1876) желточники не гроздевидные, а лопастные, с двумя-тремя лопастями или компактные неправильно-овальной формы. В отличие от *G.* (*Gorgoderina*) *vitelliloba* (Olsson, 1876), у найденного паразита тельце Мелиса крупное, более или менее хорошо очерченное. Семенники у *G.* (*Gorgoderina*) *vitelliloba* (Olsson, 1876) располагаются несколько по диагонали, один за другим; они неправильно-овальной формы или лопастные, тогда как у найденного мной гельминта семенники цельнокрайные, овальные и лежат несколько наискось один против другого. Наконец, размер яиц у *G.* (*Gorgoderina*) *vitelliloba* (Olsson, 1876) 0,023—0,026 × 0,033—0,036 мм, тогда как у найденного паразита в 2—3 раза меньше — 0,09—0,013 × 0,010—0,015 мм.

От *Gorgoderina* (*Gorgoderina*) *simplex* (Looss, 1899) найденный паразит отличается не четырьмя, а тремя, но зато более крупными фолликулами желточников, крупным тельцем Мелиса и значительно меньшими размерами яиц. Размер яиц у *G.* (*Gorgoderina*) *simplex* (Looss, 1899) 0,025×0,037 мм, у нового вида 0,09—0,013 × 0,010—0,015 мм.

Таким образом, найденный паразит является новым видом, хорошо отличимым от всех остальных видов рода *Gorgoderina*. Новый вид я называю именем академика К. И. Скрябина — *Gorgoderina* (*Gorgoderina*) *skrjabini* nov. sp.

Gorgoderina (*Gorgoderina*) *tanneri* Olsen, 1937

(Рис. 135)

Хозяин: лягушка (*Rana pretiosa* из сем. *Ranidae*).

Локализация: мочевой пузырь.

Место обнаружения: Северная Америка.

Описание вида (по Ольсену, 1937). Форма тела паразита веретенообразная, сильно вытянутая. Тело червя несколько уплощено в дорзо-вентральном направлении, в поперечном сечении овальное. Кутикула гладкая. Длина червя 7,676 мм; наибольшая ширина 0,517 мм. Отношение длины к ширине тела червя, как 1 : 6; 1 : 14,5, в среднем 1 : 11,37. Ротовая присоска субтерминальная; ее размеры 0,276 × × 0,258 мм. Брюшная присоска значительно крупнее ротовой, выдается за края тела червя, 0,621 мм в диаметре. Соотношение размеров ротовой

и брюшной присосок как 1 : 2,25. Пищевод сравнительно длинный и толстый, 0,508 мм длины. Ветви кишечника простые, трубковидные, сравнительно толстые и одинакового диаметра на всем протяжении, вплоть до задних слепых концов. До заднего конца тела червя кишечные ветви немного не доходят. Развилок кишечника находится почти посередине между брюшной присоской и развилком кишечника. По данным Берда, Винера и Рейбера (1940), выделительная система у данного вида паразита устроена следующим образом. Экскреторное отверстие находится терминально и дорзально в заднем конце тела червя. Экскреторный пузырь длинный, трубковидный, слегка извитой, расположен медианно между задним концом тела червя и яичником. Тотчас же позади яичника в экскреторный пузырь справа и слева впадает по одному крупному экскреторному выносящему сосуду. На уровне яичника крупные сосуды делятся на две ветви — переднюю и заднюю. С каждой из этих ветвей, в свою очередь, соединяются по четыре группы капилляров, начинающихся терминальными пламеневидными клетками. Эти клетки заложены в толще паренхимы червя. Яичник, желточники и семенники находятся позади брюшной присоски, между ветвями кишечника. Семенники цельнокрайные, овальные, расположены в задней половине тела, один непосредственно за другим. Оба семенника лежат между кишечными ветвями, на некотором расстоянии один от другого. Передний семенник находится почти посередине между яичником и задним семенником. Задний семенник лежит сравнительно далеко от заднего конца тела червя. Размеры переднего семенника 0,476 × 0,267 мм, заднего — 0,564 × 0,238 мм. Небольшой овальный семенной пузырек лежит позади развилка кишечника. Половое отверстие находится тотчас же позади развилка кишечника. Яичник цельнокрайный, овальный, расположен между кишечными ветвями, несколько ближе к желточникам, чем к переднему семеннику. Размер яичника 0,285 × × 0,232 мм. Желточники глубоколопастные, каждый состоит из трех хорошо выраженных пальцевидных лопастей. Находятся желточники далеко кзади от брюшной присоски и на некотором расстоянии кпереди от яичника. Желточники несколько налегают на кишечные ветви, и оба желточника более или менее одинакового размера. Матка расположена позади брюшной присоски, между ветвями и несколько кнаружи от кишечных ветвей. Восходящие петли матки, ближе к половому отверстию, несколько шире, чем нисходящие петли. Яйца овальные; их размеры 0,030 × × 0,022 мм.

Литература. Olsen, 1937, стр. 499—503; Byrd, Venard and Reiber, 1940, стр. 407—420.

Gorgoderina (*Gorgoderina*) *translucida* (Stafford, 1902)

Синоним: *Gorgodera translucida* Stafford, 1902

(Рис. 136)

Хозяева: лягушка (*Rana pipiens* из сем. *Ranidae*) и жаба (*Bufo americanus* из сем. *Bufonidae*).

Локализация: мочевой пузырь.

Место обнаружения: Северная Америка.

Описание вида (по Стэффорду, 1902). Форма тела паразита веретенообразная. Кпереди от брюшной присоски тело конически суживается по направлению к переднему концу. Кзади от брюшной присоски тело сильно вытянуто и умеренно расширено, кзади сужено и несколько

заострено. Тело червя немного уплощено в дорзо-вентральном направлении, в поперечном сечении овальное. Кутикула гладкая. Длина паразита 8,06—9,45 мм; наибольшая ширина на уровне яичника, 1,20—1,55 мм. Ротовая присоска овальной формы, размером 0,418 × 0,465 мм. Брюшная присоска округлой формы, расположена в передней пятой части тела червя, 0,75 мм в диаметре. Пищевод трубковидный, тонкий и короткий. Ветви кишечника простые, трубковидные, немного не доходят до заднего конца тела червя. Ближе к бифуркации ветви кишечника несколько толще, чем возле слепых концов. Кишечные стволы возле заднего конца тела червя сближены друг с другом. Развилок кишечника находится значительно ближе к ротовой, чем к брюшной, присоске. Яичник, желточники и семенники расположены в задней части тела, позади брюшной присоски, между ветвями кишечника и расположены на некотором расстоянии друг от друга. Семенники вытянутой овальной формы, с небольшими лопастями лежат несколько наискось, один позади другого; они вытянуты по длинной оси тела червя. Передний семенник находится наискось кзади от яичника, позади желточников и несколько смещен вправо от медианной линии червя. Задний семенник находится далеко кзади от яичника, возле левой кишечной ветви. Длина переднего семенника 1 мм, заднего — 1,4 мм. Довольно крупный семенной пузырек расположен возле переднего края брюшной присоски. Половое отверстие находится почти посередине между передним краем брюшной присоски и развилком кишечника. Яичник неправильно-овальной формы, расположен позади левого желточника, возле левой кишечной ветви. Желточники глубоколопастные, правый двух-, а левый трехлопастной. Расположены желточники сравнительно далеко кзади от заднего края брюшной присоски. Между желточниками, несколько кзади от них, находится крупное тельце Мелиса. Матка расположена кзади от брюшной присоски, между ветвями и кнаружи от кишечных ветвей. Яйца овальные, размером 0,40×0,028 мм.

Литература: Stafford, 1902, стр. 411—421; Cort, 1912, стр. 151—166; Baer, 1930, стр. 43—46; Walton, 1938, стр. 1—24.

Gorgoderina (*Gorgoderina*) *vitelliloba* (Olsson, 1876) Ssinizin, 1905

Синонимы: *Distomum vitellilobum* Olsson, 1876; *Distomum cygnoides* juv. Looss, 1894; *Gorgoderina simplex* Looss, 1902, pro parte; *Gorgodera vitelliloba* (Olsson, 1876) Dubinina, 1950

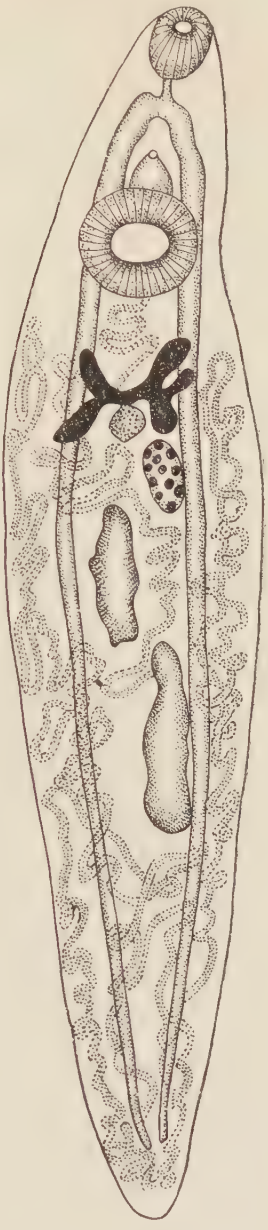
(Рис. 137—139)

Хозяева: лягушки (*Rana temporaria*, *R. arvalis*, *R. arvalis isaitchikowi*, *R. macrocnemis*, *R. esculenta*, *R. ridibunda*, *R. catesbiana*?, *R. clamitans*?, из сем. *Ranidae*), жерлянка (*Bombina bombina* из сем. *Discoglossidae*) и жаба (*Bufo bufo* из сем. *Bufonidae*).

Локализация: мочевой пузырь (желудок?, прямая кишка?).

Места обнаружения: Швеция (Остерзунд), Германия (Лейпциг), Польша (Варшава) Англия (Лондон), СССР (Архангельск, Московская область, Муром, Донская область, Киев, Астрахань, Саратов, Ленинградская область, Старый Петергоф, Псковская область, Новгородская область, Дзауджикау — Северная Осетия, Дагестан, Куляб — Ср. Азия), Северная Америка.

135



136

135. *Gorgoderina* (*Gorgoderina*) *tanneri* Olsen, 1937 (по Ольсену, 1937)
136. *Gorgoderina* (*Gorgoderina*) *translucida* (Stafford, 1902) (по Стэффорду, 1902)

Историческая справка. При исследовании паразитофауны лягушек в Остерзунде в Швеции, Олссон (1876) обнаружил в мочевом пузыре *Rana temporaria* трематоду, у которой, в отличие от *Gorgodera* (*Gor.*) *cygnoides* (Zeder, 1800), имелось только два семенника. В связи с этим Олссон выделил найденного им паразита в новый вид и назвал *Distomum vitellilobum*. Свой новый вид Олссон характеризует следующим образом: «Тело червя несколько уплощено, не вооружено, со сравнительно короткой шеей (передней частью тела червя.— *С. П.*). Ротовая присоска субтерминальная, круглая. Брюшная присоска вдвое крупнее ротовой, также круглая. Желточных желез две; желточники трехлопастные, находятся позади брюшной присоски; желточные протоки лежат поперечно, между желточниками. Семенников два, лежат медианно. Яичник находится между семенниками и желточниками, с правой стороны. Петли матки многочисленные, расположены между семенниками. Половое отверстие посередине шеи. Длина 6,5 мм, ширина до 2 мм. Живет в желудке *Rana temporaria*» (Olsson, 1876). Описание нового вида Олссон не иллюстрировал рисунком самого паразита.

Спустя почти двадцать лет после Олссона Лоосс (1894), при исследовании паразитофауны рыб и лягушек в окрестностях Лейпцига в Германии, обнаружил в мочевом пузыре лягушки молодую трематоду с двумя семенниками. Паразит имел веретенообразную форму. Передний конец тела червя конически суживался по направлению к ротовой присоске. Кзади от брюшной присоски тело паразита сильно вытянуто. Ротовая присоска круглая; брюшная почти вдвое крупнее ротовой, расположена в передней трети тела червя и слегка выдается за край тела паразита. Пищевод трубковидный, средней длины. Ветви кишечника простые, трубковидные, немного не доходят до заднего конца тела червя. Развилок кишечника находится почти посередине между ротовой и брюшной присосками. Яичник, желточники и семенники расположены в задней половине тела червя, позади брюшной присоски, между ветвями кишечника. Семенники неправильно-овальной формы, вытянуты продольно длинной оси тела червя и лежат несколько наискось один за другим. Яичник цельнокрайный, овальный, расположен позади левого желточника, наискось кпереди от переднего семенника, возле левой кишечной ветви. Желточники слабо-лопастные, сильно удалены кзади от брюшной присоски и расположены перпендикулярно к длинной оси тела червя. Лоосс (1894) высказал предположение, что этот паразит является молодой формой *Distomum cygnoides* [*Gorgodera* (*Gorg.*) *cygnoides*], у которой еще не произошло разделения семенников. Свою мысль Лоосс основывал на изучении церкариев горгодер, у которых насчитывается не девять, а только два семенника. В связи с этим Лоосс высказал сомнение относительно находки Олссоном (1876) половозрелого паразита с двумя семенниками. По всей видимости, утверждал он, Олссон не смог разглядеть все девять семенников у найденного им паразита, благодаря сильно развитой матке. Еще более сомнительным казалось Лооссу обнаружение Олссоном паразита не в мочевом пузыре, а в желудке лягушки. Поэтому *Distomum vitellilobum* Olsson, 1876 Лоосс считал сомнительным видом. Однако, спустя три года после Лоосса, Бенсли (Bensley, 1897) снова обнаружил половозрелого паразита с двумя семенниками у лягушек в Канаде близ Торонто. Этого паразита он назвал *Distomum cygnoides* var. «B». При этом он высказал мысль, что эта разновидность *Distomum cygnoides* с двумя семенниками, по всей видимости, встречается не только в Северной Америке, но и в Европе, судя по находкам Олссона и их молодой формы — Лоосса. Несколько позже

Лоосс (1899) выделил *D. cygnoides* var. «B» Bensley, 1897 в новый род и вид и назвал его *Gorgodera simplex* Looss, 1899. Лоосс, однако, считал, что этот вид свойственен только Северной Америке и, в противоположность Бенсли, утверждал, что описанная им в 1894 г. молодая форма паразита принадлежит не к *Gorg. vittelliloba* или *Gorg. simplex*, а к *Gorg. cygnoides*. В своих доводах по этому поводу он опирался на работу Филиппи (Filippi, 1854), в которой этот автор описал церкария *Gorg. cygnoides* с двумя, а не девятью семенниками. Позже, при попадании церкария в лягушку, утверждал Лоосс, семенники паразита начинают раздробляться. Поэтому у половозрелой горгодеры семенников уже насчитывается девять. Что же касается найденного Олссоном (1876) в Европе паразита с двумя семенниками, то Лоосс, так же как и в прежней своей работе (Лоосс, 1894), продолжал настаивать, что олссоновская находка *D. vitellilobum* Olsson, 1876 в желудке лягушки уже по одной этой причине сомнительна. Выделив затем в род *Gorgoderina* паразитов, обладающих только двумя семенниками, Лоосс (1902) в качестве типа этого рода привел *Gorgoderina simplex* (Looss, 1899). В этот же род он внес под знаком вопроса и *Gorgoderina vitelliloba* (Olsson, 1876), невольно соединив, таким образом, этот вид с *G. simplex* (Looss, 1899). Позже это запутало Ольсена (Olsen, 1937), заставив его выключить *G.* (*G.*) *vitelliloba* из списка 14 рассмотренных им видов горгодерин. *Gorgoderina* (*Gorgoderina*) *vitelliloba* (Olsson, 1876) был вновь восстановлен как самостоятельный вид только в работе русского ученого Д. Ф. Синицына (1905). «Вероятно,— говорит Синицын,— описываемый мной здесь вид идентичен с *Dist. vitellilobum* Olss. Единственная разница между ними заключается в том, что у *D. vitellilobum* желточники трехлопастные, тогда как у *G. vitellilobum* они двухлопастные или только один из них (на стороне, противоположной яичнику) иногда трехлопастной». (Синицын, 1905). После Синицына этот вид был обнаружен в Муроме Жадиным (1921) у четырех из 34 вскрытых *Rana esculenta* (11,7%) с интенсивностью заражения от 1 до 24 паразитов у одного хозяина и у *Bombinator igneus* с интенсивностью заражения 1 паразит у одного хозяина. Исайчиков (1923) нашел *G.* (*Gorg.*) *vitelliloba* (Olsson, 1876) в Архангельске у 13,13% вскрытых *Rana arvalis isaitchikowi* и в Московской области, у 26% вскрытых *Rana ridibunda*. Исайчиков и Захаров (1929) обнаружили этот вид паразита у двух вскрытых *R. esculenta* (4%) в Донской области. Быховский (1936) нашел его в Кулябе у *R. ridibunda* (3,8%); Уолкер (1937) нашел этого паразита у *R. temporaria* в окрестностях Лондона. Уолтон (1938) в сводной работе перечисляет случаи обнаружения этого вида у следующих хозяев: *Bombina bombina*, *Bufo bufo*, *Rana esculenta*, *Rana arvalis*, *Rana macrocnemis* и *R. arvalis isaitchikowi* в Европе, *R. catesbiana* и *R. clamitans* в США. Часть из этих находок, как указывалось при описании *Gorgoderina* (*Gorg.*) *simplex* (Looss, 1899), вызывает серьезные сомнения. В окрестностях Киева этого паразита обнаружил Мазурмович (1947, 1950) у *R. ridibunda*, *R. esculenta* и *R. temporaria* у 4% всех исследованных амфибий; интенсивность инвазии — от 1 до 3 паразитов у одного хозяина. Дубинина (1950) нашла одного паразита, отнесенного ею к *Gorgodera vitelliloba*, в прямой кишке зимующей пятилетней *R. ridibunda* в окрестностях Астрахани. Наконец, мною обнаружены *Gorgoderina* (*Gorg.*) *vitelliloba* (Olsson, 1876) у *R. temporaria* в Ленинградской области; Марковым, в 1924 году в Армении у *R. ridibunda*; В. А. Догелем в 1927 году в Старом Петергофе у *R. temporaria*; К. К. Поповым у *R. macrocnemis* в Дзауджикау (Северная Осетия) и мной у *R. ridibunda* в окрестностях Саратова, а также в Дагестане, а у *R. temporaria* в Псковской, Новгородской и

Ленинградской областях. Зараженность *R. ridibunda*, по моим данным, не превышает 0,3—0,8%, при средней интенсивности инвазии 1—2 паразита у одного хозяина; зараженность *R. temporaria* 0,5—1,0%, при средней интенсивности инвазии — 1—3 паразита. На основании большого количества (около 1200) вскрытых лягушек разных видов в различных районах СССР, я убедился в чрезвычайно слабой зараженности их *G.* (*Gorg.*) *vitelliloba* (Olsson, 1876).

Описание *Gorgoderina* (*Gorgoderina*) *vitelliloba* Олссона довольно поверхностно и не снабжено рисунком паразита. Более поздние авторы (Синицын, 1905, Жадин, 1921, Исайчиков, 1923 и др.) хотя и приводят рисунки паразита, но не дают подробного описания вида. Биология этого вида только частично затронута Синицыным (1905). В связи с этим я привожу описание *Gorgoderina* (*Gorgoderina*) *vitelliloba* (Olsson, 1876) заново.

О п и с а н и е в и д а. Форма тела паразита веретенообразная. Кпереди от брюшной присоски тело червя конически суживается по направлению к переднему концу паразита. Кзади от брюшной присоски тело червя сильно вытянуто, в заднем конце несколько заострено. Тело паразита несколько уплощено в дорзо-вентральном направлении, в поперечном сечении напоминает слегка сдавленный цилиндр, овальной формы. Живые паразиты темножелтого цвета, слабоподвижные. Кутикула гладкая, довольно толстая. Длина паразита до 6—8 мм; наибольшая ширина 1,5—2,0 мм. Ротовая присоска круглая или овальная, субтерминальная, размером 0,54—0,66 × 0,58—0,67 мм. Брюшная присоска также круглая или овальная, расположена в передней четвертой-шестой части тела червя, выдается за края тела паразита, размером 0,58 × 0,82—1,05 мм. Соотношение размеров ротовой и брюшной присосок, в среднем, 1 : 1,4. Пищевод трубковидный, сравнительно тонкий, 0,28—0,32 мм длины. Ветви кишечника простые, трубковидные относительно тонкие и ровные на всем протяжении, немного не доходят до заднего конца тела паразита. Развилок кишечника расположен несколько ближе к ротовой, чем к брюшной присоске. Экскреторное отверстие находится в заднем конце тела, расположено несколько дорзально. Экскреторный пузырь длинный, трубковидный, тонкий и слегка извитой, лежит медианно между задним концом тела червя и желточниками. Яичник, желточники и семенники расположены позади брюшной присоски, между ветвями кишечника, сравнительно далеко друг от друга. Семенники вытянутой овальной формы, лопастные, расположены в задней половине тела червя несколько наискось, один за другим. Передний семенник находится по диагонали, позади яичника и далеко кзади от желточника, почти посередине между брюшной присоской и задним концом тела паразита. Задний семенник лежит далеко кзади от желточника и далеко кпереди от заднего конца тела червя, почти посередине между яичником и задним концом тела паразита. Размеры переднего семенника 0,46—1,01 × 0,58—1,98 мм, заднего — 0,46—0,81 × × 0,59—1,94 мм. От семенников отходят правый и левый vas efferens, сливающиеся вблизи заднего края брюшной присоски в непарный vas deferens. Последний кпереди от брюшной присоски образует сравнительно крупный овальный семенной пузырек. Половое отверстие расположено значительно ближе к развилку кишечника, чем к брюшной присоске. Яичник овальный, лопастной, расположен на некотором расстоянии кзади от правого или левого желточника, возле правой или левой кишечной ветви. Размер яичника 0,44—0,86 × 0,58—1,06 мм. Желточники глубоколопастные, с двумя-тремя лопастями, или неправильно-овальной формы, компактные;

нередко правый — лопастной, а левый — компактный, либо правый — двухлопастной, а левый трехлопастной, или наоборот — правый трехлопастной, а левый двухлопастной. Желточники находятся сравнительно далеко кзади от брюшной присоски. Тельце Мелиса небольших размеров. Правый и левый желточники чаще всего неодинаковой величины. Размеры желточников 0,22—0,32 × 0,30—0,58 мм. Матка расположена кзади от брюшной присоски, между ветвями и кнаружи от кишечных ветвей. Вблизи полового отверстия петли матки несколько толще. Яйца овальные, с тонкой оболочкой, размером 0,023—0,026 × 0,033—0,036 мм.

Цикл развития

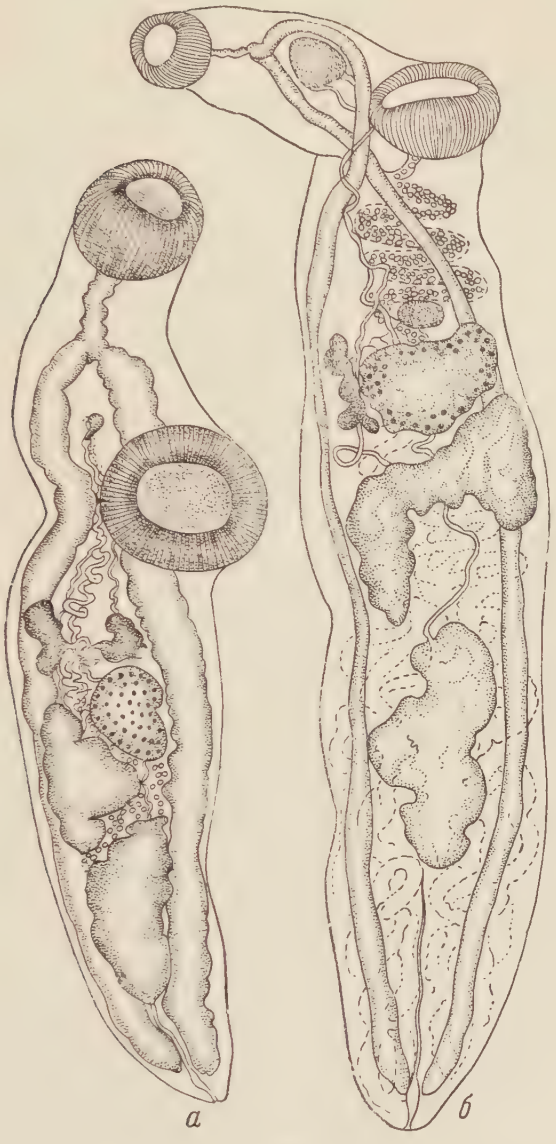
Из яиц паразита, попавших в воду, выходят мирацидии. Мирацидий имеет несколько вытянутую яйцевидно-овальную форму, 0,035—0,037 мм длины. При движении мирацидия форма тела его довольно значительно меняется: вытягивается или сокращается. Снаружи мирацидий одет ресничным покровом. В передней, узкой части тела мирацидия находится железа в виде грушевидного образования, заполненного довольно крупными гранулами. Остальная часть тела состоит из мелких клеток неправильно-округлой формы, с шаровидным ядром. Кроме этих клеток, имеется еще пара воронкообразных пламеневидных клеток. Мирацидий живет в воде около 40—50 часов. Для дальнейшего развития мирацидию необходимо попасть в промежуточного хозяина, каковым является двустворчатый моллюск *Sphaerium corneum*, а в Средней Азии и на Кавказе, повидимому, моллюски из рода *Musculium* и *Pisidium*.

В моллюска мирацидий попадает пассивно, вместе с водой, через сифон. Достигая проксимального отдела жабер моллюска, мирацидий остается здесь и затем проникает уже активно в ткань самих жабер. Процесс проникновения мирацидия в стенки жабер происходит приблизительно в течение 24—36 часов. При прохождении через стенки жабер, мирацидий утрачивает ресничный покров и превращается в спороцисту. Материнская спороциста имеет вначале овальную форму, но, по мере роста, вытягивается и приобретает цилиндрическую форму. Материнские спороцисты дают начало дочерним спороцистам, внутри которых развиваются церкарии. Церкарий *Gorgoderina* (*Gorgoderina*) *vitelliloba* (Olsson, 1876) принадлежит к *Cercaria macrocerca*, впервые описанным Филиппи (Filippi, 1854). Позже этого же церкария описал Эрколани (Ercolani, 1881). Наконец, наиболее обстоятельное описание было дано в работе русского ученого Д. Ф. Синицына (1905). В своей монографии Синицын также указывает, что Лоосс (1894), описывая церкария *Gorgodera cygnoides*, в сущности имел дело с совершенно другим видом. «По крайней мере,— утверждает Синицын,— строение экскреторного пузыря и положение семенников, не прикрытых клетками пузыря, характеризуют близость этого (лооссовского — *С. П.*) церкария к церкарию *G. vitelliloba*.

Церкарий *Gorgoderina* (*Gorg.*) *vitelliloba* (Olsson, 1876) имеет различный размер в разные периоды своего существования. У церкария, только что вышедшего из моллюска, длина всего хвоста равна 1,66 мм, передняя часть его сильно вздута и вместе с камерой образует одно грушевидное расширение длиною 0,6 мм, шириною 0,4 мм; ширина узкой части хвоста равна 0,1 мм. Таким образом, передняя камера снаружи не дифференцирована, как у других видов, и входит в состав грушевидного вздутия, в котором принимает участие и та часть хвоста, которая у *G.* (*G.*) *cygnoides*, *G.* (*M.*) *pagenstecheri* и *G.* (*P.*) *varsoviensis* заполнена шаровидными или

137

137. *Gorgoderina* (*Gorgoderina*) *vitelliloba* (Olsson, 1876)
а — по Синицыну, 1905, *б* — по Пигулевскому, 1953



138

138. *Gorgoderina* (*Gorgoderina*) *vitelliloba* (Olsson, 1876) (по Пигулевскому, 1953)

а — молодая особь; *б* — старая особь с лизисом семенников

многоульными клетками; внутренний размер камеры равен 0,24 мм. Шаровидные клетки распространены по всему хвосту; очень густо в переднем и редко в заднем отделе. Кольцевая и продольная мускулатура развита слабо. Через 1—2 часа после выхода из моллюска хвост становится короче и тоньше, а вздутие на переднем конце исчезает; мускульные продольные полосы сливаются друг с другом и становятся прерывистыми; пирамидальные клетки дегенерируют. Еще через несколько часов от всего хвоста остается только одно шаровидное вздутие с небольшим придатком — остатком суженной части хвоста» (Синицын, 1905).

Церкарий, извлеченный из камеры, имеет удлиненно-овальную форму, с небольшой «талией» в задней половине тела. Длина церкария 0,32 мм, ширина 0,05 мм. По боковым сторонам тела церкария располагается по четырнадцати бугорков; по одиннадцати бугорков находится в дорзо-латеральных рядах, десять вокруг наружного края ротовой присоски и десять вокруг внутреннего края той же присоски. Боковые бугорки значительно крупнее приротовых. Волоски вокруг ротовой и брюшной присосок отсутствуют. Ротовая присоска круглая, 0,065 мм в диаметре. Брюшная присоска почти такой же величины, как и ротовая, расположена постэкваториально, 0,066 мм в диаметре. Пищевод трубковидный, относительно тонкий, 0,058—0,060 мм длины. Ветви кишечника простые, трубковидные, доходят до заднего конца тела церкария. Развилок кишечника ближе к ротовой, чем к брюшной, присоске. Экскреторное отверстие находится в заднем конце тела церкария. Экскреторный пузырь расположен медианно между задним концом тела церкария и яичником. Просвет пузыря довольно широк; стенки толстые, состоят из одного ряда цистогенных клеток. Зачатковые половые органы расположены вблизи заднего края брюшной присоски. Желточники вытянуты перпендикулярно к длинной оси тела червя; несколько сбоку и кзади от желточников расположен круглый яичник. В переднем конце церкария находится стилет; длина его 0,021 мм, ширина в передней части 0,008 мм, ширина на уровне рукоятки 0,006 мм. Лезвие стилета не сильно изогнуто, его передний край срезан под углом в 45°. Крылья стилета сравнительно крупные, более или менее закругленные у основания. Они простираются кзади до рукоятки. Рукоятка узкая, закругленная. Стилетовые железы состоят из двух групп; каждая из них состоит из двенадцати клеток. Эти клетки расположены над кишечными ветвями между развилком кишечника и брюшной присоской. Протоки стилетовых желез открываются в переднем конце тела церкария.

Через 1—2 часа по выходе из моллюска, церкарий прекращает колебательные движения и ложится на дно субстрата. Способность приклеивания развита одинаково по всей поверхности хвоста церкария. Превращение церкария в метацеркарий происходит, по мнению Синицына (1905), в полости тела вторых промежуточных хозяев, каковыми, повидимому, являются личинки хищных насекомых.

Маритогония *G.* (*Gorgoderina*) *vitelliloba* (Olsson, 1876) осуществляется в теле дефинитивного хозяина — лягушки.

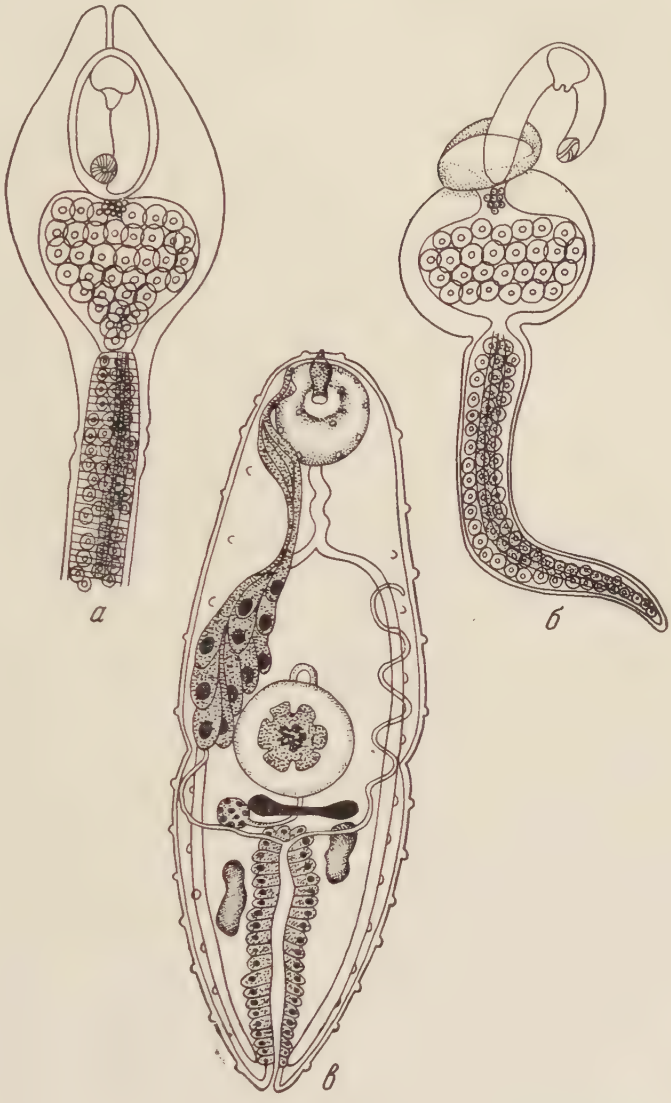
Наиболее молодые формы паразитов этого вида были обнаружены Жадиным (1921), Мазурмовичем и мной.

Наиболее молодые из описанных до настоящего времени экземпляры этого вида достигают 0,9—1,02 мм длины и 0,3—0,4 мм наибольшей ширины. Форма тела удлиненно-овальная, с заостренным задним концом. Ротовая присоска круглая, 0,18—0,20 мм в диаметре. Брюшная присоска также круглая, расположена в передней половине тела, 0,23—0,24 мм в диаметре. Соотношение размеров ротовой и брюшной присосок, как

1 : 1,2. Пищевод короткий, трубковидный, 0,01—0,02 мм длины. Ветви кишечника толстые, сморщенные, доходят до заднего конца тела паразита. Развилок кишечника находится вблизи заднего края ротовой присоски. Экскреторное отверстие расположено дорзально в заднем конце тела паразита. Экскреторный пузырь длинный, трубковидный, лежит медианно между задним концом тела червя и яичником. Семенники, яичник и желточники находятся позади брюшной присоски, между ветвями кишечника. Семенники расположены по диагонали, один позади другого. Яичник находится несколько сбоку и кпереди от переднего семенника. Желточники в виде длинных тяжей лежат возле заднего края брюшной присоски. Размеры семенников не превышают 0,06 мм в диаметре, яичника —0,05 мм в поперечном сечении. Наибольший диаметр желточников 0,02 мм. Кпереди от яичника и желточников отходит тяж, состоящий из одного или двух рядов клеток. Этот тяж впереди брюшной присоски формирует концевой половой аппарат паразита.

У паразитов 1,07—1,1 мм длиной и шириной 0,38—0,42 мм форма тела веретенообразная. Ротовая присоска круглая, 0,17—0,22 мм в диаметре. Брюшная присоска, расположенная в передней половине тела, также круглая или овальная, размером 0,22—0,24 × 0,24—0,26 мм. Отношение величины ротовой к брюшной присоске, как 1 : 1,2; 1 : 1,25. Пищевод толстый и короткий, 0,04 мм длиной. Ветви кишечника довольно толстые, морщинистые, доходят до заднего конца тела червя. Развилок кишечника находится почти посередине между ротовой и брюшной присосками. Яичник, желточники и семенники расположены тесно вблизи друг от друга, позади брюшной присоски, между ветвями кишечника. Семенники лопастные, лежат вблизи заднего конца тела червя, один за другим. Размер переднего семенника 0,10 × 0,22 мм, заднего — 0,14 × 0,16 мм. Яичник неправильно-овальной формы, находится кпереди и сбоку от переднего семенника и кзади от желточника. Размер яичника 0,13 мм в диаметре. Желточники неправильно-овальной формы, с небольшими лопастями, находятся возле заднего края брюшной присоски. Оба желточника более или менее одинакового размера — 0,06 × 0,10 мм. Имеется только начальный отрезок нисходящей петли матки.

У паразитов 1,72 мм длины и 0,36 мм ширины форма тела веретенообразная, заостренная кзади. Ротовая присоска округлой формы, размером 0,21 × 0,22 мм. Брюшная присоска, расположенная в передней трети тела червя, овальной формы, слегка выдается за край тела червя; ее размер 0,28 × 0,30 мм. Соотношение размеров ротовой и брюшной присосок как 1 : 1,3. Пищевод толстый, 0,12 мм длины. Ветви кишечника, также довольно толстые и слегка сморщенные, слепо заканчиваются вблизи заднего конца тела червя. Развилок кишечника находится почти посередине между ротовой и брюшной присосками. Яичник, желточники и семенники расположены в задней половине телачервя, компактно, вблизи друг от друга. Семенники лопастные, лежат несколько по диагонали один позади другого. Семенники, особенно задний, сильно вытянуты по длинной оси тела червя. Передний семенник лежит наискось и несколько кзади против яичника. Задний семенник находится довольно близко от заднего конца тела червя. Размер переднего семенника 0,20 × 0,26 мм, заднего — 0,18 × 0,34 мм. Яичник овальный, с небольшими лопастями, лежит между левым желточником и передним семенником, возле левой кишечной ветви. Размер яичника 0,12 × 0,18 мм. Желточники крупные, лопастные, размером 0,06 × 0,14 мм. Имеется только нисходящая часть матки.



139

139. *Gorgoderina* (*Gorgoderina*) *vitelliloba* (Olsson, 1876) (по Синицину, 1905)
а, *б*, *в* — церкарии

Эти молодые формы наблюдали также Лоосс (1894), Синицын (1905) и Жадин (1921). Два первых автора — Лоосс и Синицын — приводят в своих работах рисунки паразитов, причем Лоосс ошибочно считает этого паразита молодой формой *Gorgodera* (*Gorgodera*) *cygnoides* (Zeder, 1800). Жадин дает только размеры ротовой и брюшной присосок, а также длину паразита.

У паразитов длиной 2,60 мм и шириной 0,52 мм форма тела сильно вытянутая, веретенообразная, с заостренным задним концом. Ротовая присоска субтерминальная, размером 0,28 × 0,32 мм. Брюшная присоска, расположенная в передней трети тела, выдается за край тела червя, овальной формы, размером 0,40 × 0,51 мм. Соотношение размеров ротовой и брюшной присосок, как 1 : 1,48. Пищевод сравнительно тонкий, 0,12 мм длины. Ветви кишечника относительно толстые, немного не доходят до заднего конца тела паразита. Развилок кишечника находится несколько ближе к ротовой, чем к брюшной, присоске. Яичник, желточники и семенники расположены компактно в средней трети тела червя, позади брюшной присоски, между ветвями кишечника. Семенники крупные лопастные, расположены несколько по диагонали один за другим. Передний семенник лежит по диагонали против яичника; задний семенник находится сравнительно далеко кпереди от заднего конца тела червя. Размеры переднего семенника 0,28 × 0,32 мм, заднего — 0,17 × 0,60 мм. Яичник неправильно-овальной формы, расположен сбоку между желточниками и передним семенником. Размер яичника 0,20 × 0,32 мм. Желточники лопастные, крупные, находятся возле заднего края брюшной присоски, размером 0,12 × 0,22 мм. Имеются нисходящая и восходящая петли матки.

У паразитов длиною 4,28 мм и шириной 0,72—0,92 мм, форма тела, типичная для зрелой мариты — сильно вытянутая, веретенообразная. Ротовая присоска овальная, размером 0,36 × 0,42 мм. Брюшная присоска также овальная, расположена в передней четверти тела червя, выдается за край тела паразита, размером 0,52 × 0,68 мм. Пищевод 0,12—0,13 мм длины. Ветви кишечника простые, трубковидные, немного не доходят до заднего конца тела паразита. Развилок кишечника расположен несколько ближе к ротовой, чем к брюшной, присоске. Яичник, желточники и семенники лежат разреженно, довольно далеко друг от друга, в средней трети тела червя; но яичник у некоторых особей расположен иногда близко от желточников. Семенники неправильно-овальной формы, с небольшими лопастями, лежат по диагонали, один позади другого, в задней половине тела червя. Передний семенник находится наискось позади яичника. Задний семенник расположен далеко кпереди от заднего конца тела червя. Размеры переднего семенника 0,24 × 0,48 мм, заднего — 0,23 × 0,52 мм. Яичник овальный, цельнокрайный или слаболопастной, размером 0,32 × 0,34 мм. Желточники неправильно-овальной формы или лопастные, расположены довольно далеко кзади от брюшной присоски. Размеры желточников 0,18—0,24 × 0,32—0,34 мм. Петли матки многочисленные. На ранних этапах маритогонии чрезвычайно сильно развиваются семенники, позже — наибольшего развития достигает матка. На более поздних этапах маритогонии многочисленные петли матки занимают все свободное пространство кзади от брюшной присоски и нередко целиком закрывают задний, а иногда и передний семенники. Продукция яиц у этого вида паразита чрезвычайно велика.

Точно так же изображает молодых паразитов и Синицын (1905). В своей работе Синицын приводит рисунки двух паразитов длиной 3,0—3,3 мм с очень крупными семенниками.

В работе Жадина (1921) приведены только возрастные изменения в величине присосок.

Ниже приведена таблица измерений паразитов из работы Жадина.

Размеры паразитов и величина присосок по Жадину (1921), в мм

Длина	Ширина	Ротовая присоска	Брюшная присоска
7,2	0,6	0,36	0,68
6,8	1,6	0,32	0,64
6,4	1,44	0,40	0,64
4,0	—	0,28	0,52
2,4	1,2	0,28	0,44
1,56	—	0,27	0,36
1,4	—	0,23	0,34
0,9	—	0,19	0,23

Все эти данные других авторов сходны с тем подробным описанием маритогонии, которое было приведено выше. Среди моих сборов *Gorgoderina* (*Gorgoderina*) *vitelliloba* (Olsson, 1876), равно как и в коллекциях, переданных мне другими исследователями, неоднократно попадались крупные паразиты 7—8 мм длины с опорожненной маткой и явлениями лизиса семенников и яичника. В связи с этим ниже приведено описание одного из таких паразитов.

Форма тела веретенообразная, сильно вытянутая. В живом состоянии паразиты очень вялые. Длина тела червя 8,01 мм.

Наибольшая ширина 1,82 мм. Кутикула гладкая. Ротовая присоска округлой формы, размером 0,66 × 0,67 мм. Брюшная присоска овальная, размером 0,82 × 1,05 мм. Пищевод тонкий, 0,28 мм длины. Ветви кишечника простые, трубковидные, немного не доходят до заднего конца тела червя. Диаметр просвета кишечной трубки не везде одинаков. Развилок кишечника находится ближе к ротовой, чем к брюшной, присоске. Семенники очень крупные, лопастные, прокрашиваются слабо. В центральной части тела семенников клеточная структура отсутствует; семенники в этих частях гомогенны. Периферические части тела семенников содержат клеточную структуру, но цитоплазма этих клеток вакуолизирована. Такое же строение и яичника. Желточники сохранили свою обычную форму и структуру. Размер переднего семенника 1,01 × 1,98 мм, заднего — 0,74 × 1,94 мм. Размер яичника 0,86 × 1,06 мм. Размер левого желточника 0,26 × 0,42 мм, правого — 0,22 × 0,84 мм. Протоки семенников, яичника и желточника хорошо сохранились. Матка частично заполнена яйцами только в задних петлях, вблизи половых отверстий. Все остальные петли матки совершенно свободны от яиц; стенки этих петель сильно растянуты.

По размеру вышеописанный экземпляр ни в какой мере не может быть отнесен к молодым формам. Точно так же и наличие зрелых яиц в конечных отделах матки говорит о половозрелости паразита. Совершенно очевидно, что вышеописанный экземпляр находится в периоде увядания с явлением лизиса семенников, яичника и опорожнением матки.

Литература: Filippi, 1854, стр. 255—284; Ercolani, 1881, стр. 2—35; Looss, 1893; Looss, 1894, стр. 57—64; Тимофеев, 1899, стр. 137—176; Синицын, 1905, стр. 37—39; 49—51; Лавров, 1908, стр. 1—86; André, 1912, стр. 471—485; André, 1913;

стр. 179—200; Жадин, 1921, стр. 65—89; Исайчиков, 1923, стр. 19—26; Исайчиков и Захаров, 1929, стр. 49—53; Быховский, 1933, стр. 44—58; Быховский, 1935, стр. 135—149; Walker, 1937, стр. 73—84; Walton, 1938, стр. 1—24; Змеев и Быховский, 1939, стр. 127—143; Мазурмович, 1947, стр. 6—11; Мазурмович, 1950, стр. 1—16; Дубинина, 1950, стр. 310—311.

Подрод *Gorgorimma* Pigulevsky, 1952[1]

Диагноз подрода

Gorgoderina. Трематоды веретенообразной формы, с сильно вытянутой задней частью тела. Фиксаторный аппарат, пищеварительная и выделительная системы построены по общему для горгодерин типу. Семенники расположены по диагонали, один за другим. Яичник лежит сбоку и кпереди от семенников, близко от заднего края брюшной присоски. Желточники либо цельнокрайные, овальные, либо гроздевидные, расположены тотчас же позади брюшной присоски. Матка состоит из многочисленных петель, находится позади брюшной присоски. Характерным отличием представителей этого подрода является расположение желточников и яичника близко от брюшной присоски.

Паразиты мочевого пузыря лягушек Южной Америки и червяг Индии.

Типичный вид: *Gorgoderina* (*Gorgorimma*) *parvicava* Travassos, 1920.

Таблица для определения видов подрода *Gorgorimma* Pigulevsky, 1952

1 (8). Желточники глубоколопастные.
2 (5). Желточники отделены друг от друга.
3 (4). Семенники сильно вытянутые, глубоколопастные . . . . . *Gorgoderina* (*Gorgorimma*) *schistorchis* Steelman, 1938.
4 (3). Семенники несильно вытянуты, цельнокрайные . . . . . *Gorgoderina* (*Gorgorimma*) *tenua* Rankin, 1937.
5 (2). Желточники не отделены друг от друга. Правый и левый желточники сливаются.
6 (7). Семенники и яичник одинакового размера . . . . . *Gorgoderina* (*Gorgorimma*) *diaster* Lutz, 1926.
7 (6). Семенники крупнее яичника . . . . . *Gorgoderina* (*Gorgorimma*) *permagna* Lutz, 1926.
8 (1). Желточники овальные.
9 (12). Яичник по величине равен семенникам.
10 (11). Желточники цельнокрайные . . . . . *Gorgoderina* (*Gorgorimma*) *cedroi* Travassos, 1924.
11 (10). Желточники не цельнокрайные, а слаболопастные . . . . *Gorgoderina* (*Gorgorimma*) *cryptorchis* Travassos, 1924.
12 (9). Яичник по величине меньше семенников.
13 (14). Брюшная присоска крупнее ротовой . . . . . *Gorgoderina* (*Gorgorimma*) *carli* Baer, 1930.
14 (13). Брюшная присоска меньше ротовой . . . . . *Gorgoderina* (*Gorgorimma*) *parvicava* Travassos, 1920.

---

[1] Публикуется впервые.

Gorgoderina (*Gorgorimma*) *parvicava* Travassos, 1920

(Рис. 140)

Хозяева: жаба (*Bufo marinus* из сем. *Bufonidae*), свистуны (*Leptodactylus ocellatus, Leptodactylus pentadactylus, Pseudis paradoxa* из сем. *Cystignatidae*), лягушка (*Rana palmipes* из сем. *Ranidae*).

Локализация: мочевой пузырь.

Место обнаружения: Южная Америка (Бразилия, Сан Паоло; Венецуэла).

Описание вида (по Травассосу, 1920). Форма тела паразита веретенообразная, с более заостренным задним концом и тупо закругленным передним, где помещается ротовая присоска. Тело паразита несколько уплощено в дорзо-вентральном направлении. Кутикула гладкая. Длина червя 6—11 мм; наибольшая ширина 1—2 мм. Ротовая присоска округлой формы, 0,47—0,70 мм в диаметре. Брюшная присоска меньше ротовой, расположена приблизительно в передней четверти тела червя, за края тела паразита не выдается, 0,31—0,56 мм в диаметре. Соотношение размеров ротовой и брюшной присосок как 1,35 : 1. Пищевод тонкий, длиной 0,17—0,47 мм. Ветви кишечника простые, трубковидные, немного не доходят до заднего конца тела червя. Развилок кишечника находится близко к ротовой присоске и далеко кпереди от брюшной присоски. Экскреторное отверстие находится в заднем конце тела паразита. Яичник, желточники и семенники расположены позади брюшной присоски, частью между ветвями, а частью на ветвях кишечника. Семенники крупные, цельнокрайные, яйцевидно-овальной формы, расположены несколько наискось, один позади другого, на довольно значительном расстоянии друг от друга. Передний семенник лежит наискось, кзади от яичника и позади правого желточника на правой кишечной ветви. Задний семенник расположен почти на равном расстоянии между яичником и задним концом тела червя и лежит на левой кишечной ветви. Размер переднего семенника 0,52—0,87 × 0,31—0,71 мм, заднего — 0,61—1,0 × × 0,31—0,78 мм. Половая бурса отсутствует. Семенной пузырек овальный, расположен посередине между брюшной присоской и развилком кишечника. Половое отверстие также посередине между передним краем брюшной присоски и развилком кишечника. Яичник овальный, значительно меньших размеров, чем семенники, расположен позади левого желточника, на левой кишечной ветви. Размер яичника 0,45—0,64 × 0,26—0,43 мм. Желточники цельнокрайные овальные, вытянуты перпендикулярно к длинной оси тела червя и лежат возле заднего края брюшной присоски. Размер желточников — 0,28—0,40 × 0,14—0,28 мм. Тельце Мелиса небольшое, круглой формы, находится между желточниками и несколько кпереди от них. Матка расположена между ветвями и кнаружи от кишечных ветвей. Задние петли матки, вблизи полового отверстия, толстые и находятся дорзально и несколько кпереди от брюшной присоски. Яйца овальные, размером 0,039—0,042 × 0,028 мм.

Литература: Travassos, 1922, стр. 17; Travassos, 1922, стр. 26—30; Travassos, 1923, стр. 5—6; Baer, 1930, стр. 43—46; Walton, 1938, стр. 1—24.

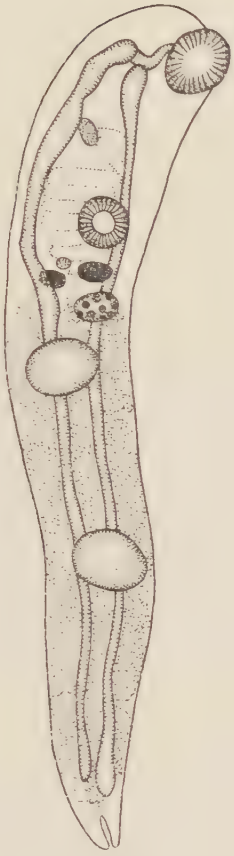
Gorgoderina (*Gorgorimma*) *carli* Baer, 1930

(Рис. 141)

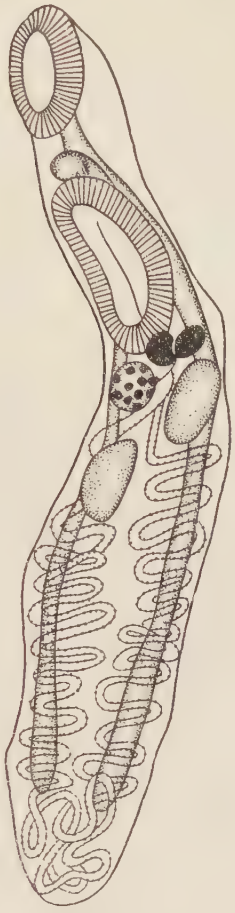
Хозяин: червяги (*Uraeotyphlus oxyurus* из сем. *Coeciliidae*).

Локализация: мочевой пузырь.

Место обнаружения: Индия (Пальни Хилл, рисовые поля).



140



141

140. *Gorgoderina* (*Gorgorimma*) *parvicava* Travassos, 1920 (по Травассосу, 1920)
141. *Gorgoderina* (*Gorgorimma*) *carli* Baer, 1930 (по Бэру, 1930)

Описание вида (по Бэру, 1930). Форма тела паразита веретенообразная. Кпереди от брюшной присоски тело червя сужено и вытянуто. Кзади от брюшной присоски тело равномерно расширено и сильно вытянуто; задний конец паразита тупо закруглен. Тело червя несколько уплощено в дорзо-вентральном направлении. Кутикула гладкая. Длина паразита 3 мм; наибольшая ширина 0,56 мм. Ротовая присоска субтерминальная, 0,38 мм в диаметре. Брюшная присоска значительно крупнее ротовой, овальной формы, расположена в передней трети тела червя, размером 0,63 × 0,25 мм. Соотношение размеров ротовой и брюшной присосок, как 1 : 1,45. Пищевод трубковидный, толстый и довольно длинный. Ветви кишечника простые, трубковидные, одинакового диаметра на всем протяжении, вплоть до слепых концов, которые находятся на некотором расстоянии от заднего конца тела червя. Яичник, желточники и семенники расположены компактно вблизи заднего края брюшной присоски, далеко от заднего конца тела червя. Семенники цельнокрайные, овальные, расположены между ветвями кишечника, наискось, один позади другого. Передний семенник лежит тотчас же позади желточников, почти на одном уровне с яичником, возле левой кишечной ветви. Задний семенник находится довольно близко позади яичника, возле правой кишечной ветви. Семенники вытянутые; их длина почти вдвое больше ширины, и они не имеют лопастей, как это иногда наблюдается у видов рода *Gorgoderina*. Крупный овальный семенной пузырек лежит возле переднего края брюшной присоски. Половое отверстие находится на уровне развилка кишечника. Яичник круглый, расположен сбоку и несколько кзади от желточников, вблизи заднего края брюшной присоски и возле правой кишечной ветви. Яичник вдвое меньше семенников. Желточники округлой формы, цельнокрайные, находятся возле заднего края брюшной присоски. Матка расположена позади брюшной присоски и состоит из нисходящей и восходящей ветвей, лежащих на кишечных стволах. Петли матки одинаково тонкого диаметра повсюду. Размер яиц 0,027 × 0,019 мм.

Литература: Baer, 1930, стр. 43—46; Walton, 1938, стр. 1—24.

Gorgoderina (*Gorgorimma*) *cedroi* Travassos, 1924

Хозяин: жаба (*Elosia nasus* из сем. *Bufonidae*).
Локализация: мочевой пузырь.
Место обнаружения: Южная Америка (Бразилия).

Описание вида (по Травассосу, 1924). Форма тела паразита веретенообразная. Кпереди от брюшной присоски тело конически суживается по направлению к переднему концу паразита. Кзади тело червя сильно вытянуто и умеренно расширено, в заднем конце заострено. Тело паразита несколько уплощено в дорзо-вентральном направлении. Кутикула гладкая. Длина паразита 4,3—6,0 мм; наибольшая ширина 1,0 мм. Ротовая присоска субтерминальная, округлой формы, размером 0,45 мм в диаметре. Брюшная присоска также округлой формы, помещается в передней четвертой или пятой части тела червя, размером 0,75 мм в диаметре. Соотношение размеров ротовой и брюшной присоски, как 1 : 1,66. Пищевод относительно короткий, трубковидный. Ветви кишечника простые, трубковидные, немного не доходят до заднего конца тела червя. Яичник, желточники и семенники расположены позади брюшной присоски, между ветвями кишечника. Семенники эллипсоидной формы, расположены

несколько по диагонали, один позади другого. Передний семенник находится наискось, позади яичника. Задний семенник лежит далеко кпереди от заднего края тела паразита. Оба семенника одинаковых размеров, 0,4—0,5 мм в диаметре наибольшего сечения. Яичник овальной формы, находится позади желточников, таких же размеров, как и семенники, 0,35—0,50 мм в диаметре наибольшего сечения. Желточники овальной формы, цельнокрайные, находятся вблизи заднего края брюшной присоски. Матка находится кзади от брюшной присоски, между ветвями и кнаружи от кишечных ветвей. Размер яиц 0,035—0,040 × 0,021 мм.

Этот вид имеет много общего по форме и расположению яичника, желточников и семенников с другим видом, описанным ранее Травассосом (1920),— *Gorgoderina* (*Gorgorimma*) *parvicava*, от которого, однако, отличается размерами присосок. У *Gorgoderina* (*Gorgorimma*) *parvicava* брюшная присоска меньше ротовой, в то время как у *Gorgoderina* (*Gorgorimma*) *cedroi* Travassos, 1924 брюшная присоска более чем в полтора раза крупнее ротовой. В связи с этим оба эти вида описаны, как самостоятельные.

Литература: Travassos, 1922, стр. 17; Travassos, 1922, стр. 26—30; Travassos, 1924, стр. 746—748; Baer, 1930, стр. 43—46; Walton, 1938, стр. 1—24.

Gorgoderina (*Gorgorimma*) *cryptorchis* Travassos, 1924

Хозяева: жабы (*Bufo crucifer*, *B. marinus*, из сем. *Bufonidae*), свистун (*Leptodactylus ocellatus* из сем. *Cystignatidae*).

Локализация: мочевой пузырь.

Место обнаружения: Южная Америка (Бразилия).

Описание вида (по Травассосу, 1924). Форма тела паразита веретенообразная. Кпереди от брюшной присоски тело конически суживается по направлению к переднему концу паразита. Кзади тело червя сильно вытянуто. Тело паразита несколько уплощено в дорзо-вентральном направлении, в поперечном сечении — овальное. Кутикула гладкая. Длина паразита 4,0—4,7 мм; наибольшая ширина 0,9—1,0 мм. Ротовая присоска овальной формы, субтерминальная 0,4—0,5 мм в диаметре наибольшего сечения. Брюшная присоска несколько больше ротовой, также овальной формы, расположена приблизительно в передней трети или передней четверти тела червя, размером 0,54—0,7 × 0,52 мм. Соотношение размеров ротовой и брюшной присосок, как 1 : 1,3; 1 : 1,4. Пищевод трубковидный, относительно короткий и тонкий. Ветви кишечника простые, трубковидные, более или менее одинакового диаметра на всем протяжении, вплоть до слепых концов, которые находятся недалеко от заднего конца тела паразита. Яичник, желточники и семенники находятся позади брюшной присоски, между ветвями кишечника. Семенники овальной формы, цельнокрайные, расположены несколько по диагонали, один позади другого. Передний семенник находится несколько наискось, позади яичника. Задний семенник расположен довольно далеко кпереди от заднего конца тела червя. Оба семенника одинаковых размеров, 0,3—0,4 × 0,2 мм. Яичник овальной формы, цельнокрайный, находится позади желточников, возле кишечной ветви. Яичник такого же размера, как и семенники,— 0,4 × 0,3 мм. Желточники овальной формы, с несколько выраженными лопастями, находятся возле заднего края брюшной присоски. Матка расположена кзади от брюшной присоски, между ветвями и кнаружи от кишечных ветвей. Размер яиц 0,035—0,040 × 0,021 мм.

Данный вид имеет общие черты в строении и расположении яичника и семенников с двумя другими видами, описанными Травассосом,— *Gorgoderina* (*Gorgorimma*) *parvicava* Travassos, 1920 и *Gorgoderina* (*Gorgorimma*) *cedroi* Travassos, 1924, но отличается от них слаболопастными желточниками, в то время как у двух вышеуказанных видов желточники цельнокрайные, овальные.

Литература: Travassos, 1922, стр. 17; Travassos, 1922, стр. 26—30; Travassos, 1924, стр. 746—748; Baer, 1930, стр. 43—46; Walton, 1938, стр. 1—24.

Gorgoderina (*Gorgorimma*) *diaster* Lutz, 1926

(Рис. 142)

Хозяева: квакши (*Hyla goughi* и *Hyla appendiculata* из сем. *Hylidae*).
Локализация: мочевой пузырь.
Место обнаружения: Южная Америка (Бразилия и Венецуэла).

Описание вида (по Лютцу, 1926). Форма тела паразита веретенообразная. Кпереди от брюшной присоски тело конически суживается по направлению к переднему концу паразита. Кзади от брюшной присоски тело сильно вытянуто. Тело паразита несколько уплощено в дорзо-вентральном направлении, в поперечном сечении — овальное. Кутикула гладкая. Ротовая присоска субтерминальная, округлой формы. Брюшная присоска также округлая, такая же крупная, как и ротовая, несколько выдается за край тела паразита, расположена в передней пятой части тела червя. Пищевод относительно тонкий и короткий. Ветви кишечника простые, трубковидные, более или менее одинакового диаметра на всем протяжении, слепо заканчиваются недалеко от заднего конца тела паразита. Развилок кишечника находится несколько ближе к ротовой, чем к брюшной, присоске. Яичник, желточники и семенники расположены компактно позади брюшной присоски, далеко от заднего конца тела червя. Семенники неправильно-овальной формы, расположены медианно, один позади другого. Передний семенник лежит наискось позади яичника и далеко кзади от желточников. Задний семенник находится почти посередине между брюшной присоской и задним концом тела паразита. Оба семенника расположены близко друг от друга. Овальный семенной пузырек лежит довольно далеко кзади от развилка кишечника. Половое отверстие также находится далеко от развилка кишечника. Яичник яйцевидной формы, лежит на левой кишечной ветви, несколько кзади и сбоку от желточников; по величине он почти такой же, как и семенники. Желточники гроздевидные, не разделены на правый и левый, а лежат оба вместе. Число фолликулов — около 15 в обоих желточниках. Расположены желточники на уровне заднего края брюшной присоски. Матка находится позади брюшной присоски, между ветвями и кнаружи от кишечных ветвей. Петли матки многочисленные, вблизи половых отверстий несколько более толстые.

Цикл развития

Согласно наблюдениям Лютца (Lutz, 1926), произведенным в провинции Маракай в Венецуэле (Южная Америка), промежуточными хозяевами для данного вида оказались двустворчатые моллюски *Cyclas bahiensis*, *Sphaerium sp.* и *Pisidium* sp. (вид двух последних моллюсков не определен). В жабрах этих моллюсков развивались церкарии, имеющие очень длинный

хвост. Хвост церкария подвижен. В передней части церкария находится камера, в которой заключено тело собственно церкария. Церкарий инцистируется в теле личинок стрекоз. После того как личинки одонат и эсхнид проглотят церкария, трематода выходит из камеры в начальной части желудка личинки стрекозы и образует здесь крупную круглую цисту. Таким образом, церкарий *Gorgoderina* (*Gorgorimma*) *diaster* Lutz, 1926 формирует цисту, не проникая в полость тела личинок стрекоз, как это наблюдал Синицын (1905) у некоторых европейских видов горгодер. Наконец, Лютц сообщает, что развитие молодых форм паразитов *Gorgoderina* (*Gorgorimma*) *diaster* происходит в мочеточниках лягушки и лишь на поздних этапах маритогонии паразиты спускаются в мочевой пузырь лягушки.

Литература: Lutz, 1926, стр. 1503—1504; Lutz, 1928, стр. 109.

Gorgoderina (*Gorgorimma*) *permagna* Lutz, 1926

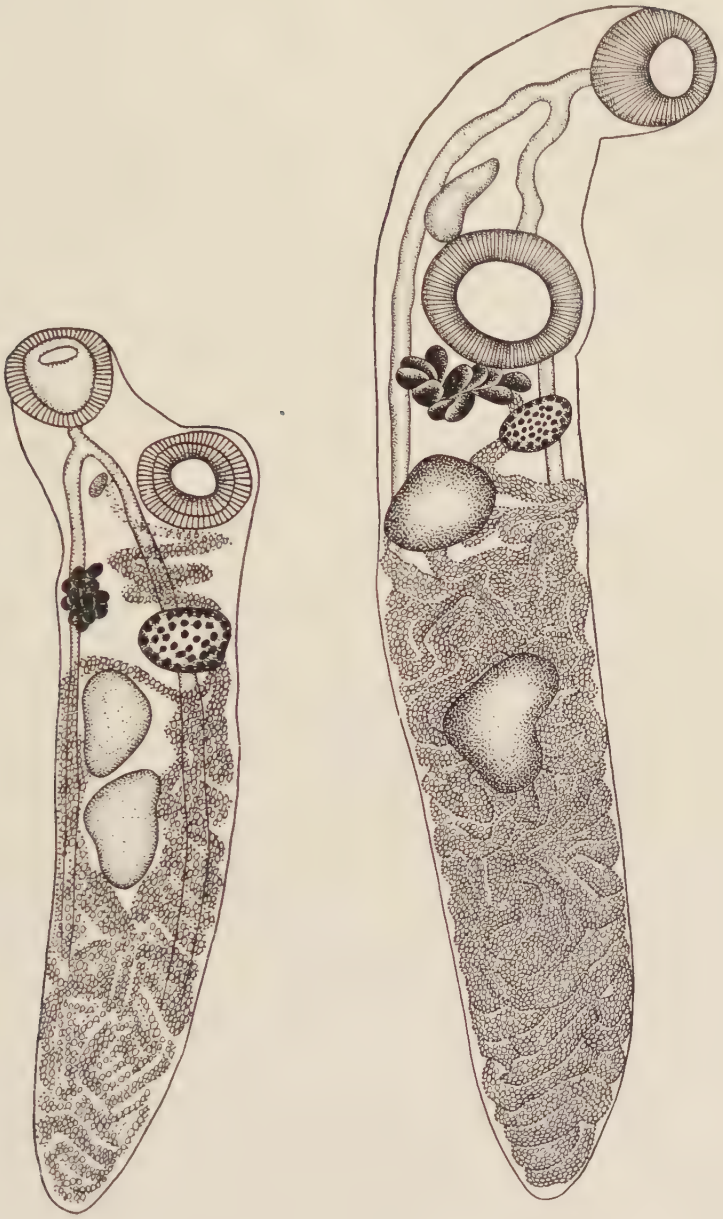
(Рис. 143)

Хозяин: свистун (*Leptodactylus ocellatus* из сем. *Bufonidae*).

Локализация: мочевой пузырь.

Место обнаружения: Южная Америка (Бразилия).

Описание вида. Форма тела паразита веретенообразная. Кпереди от брюшной присоски тело конически суживается по направлению к переднему концу паразита. Кзади от брюшной присоски тело сильно вытянуто, в заднем конце заострено. Тело червя несколько уплощено в дорзо-вентральном направлении, в поперечном сечении овальное. Кутикула гладкая. Измерения отдельных органов и самого паразита были произведены мной по имевшимся в моем распоряжении материалам. Длина червя 10,5—14,7 мм; наибольшая ширина на уровне переднего семенника 1,5—2,1 мм. Ротовая присоска субтерминальная, круглая, размером 0,60—0,65 мм в диаметре. Брюшная присоска также круглая, расположена в передней четверти тела червя, несколько выдается за край тела паразита, 0,66—0,84 мм в диаметре. Соотношение размеров ротовой и брюшной присоски, как 1 : 1,2. Пищевод трубковидный, сравнительно тонкий и короткий. Ветви кишечника простые, трубковидные, сравнительно тонкие и одинакового диаметра на всем протяжении, вплоть до слепых концов, которые находятся вблизи заднего конца тела паразита. Яичник, желточники и семенники расположены позади брюшной присоски, далеко от заднего конца тела червя. Семенники расположены между кишечными ветвями, несколько по диагонали, один за другим. Друг от друга семенники отделены приблизительно на расстоянии 0,95 мм. Оба семенника неправильно-овальной формы; задний — с двумя небольшими лопастями. Передний семенник находится недалеко кзади от желточников и наискось кзади от яичника, возле правой кишечной ветви. Задний семенник расположен почти посередине между брюшной присоской и задним концом тела червя и лежит между кишечными ветвями, несколько ближе к правому, чем к левому, кишечному стволу. Размер переднего семенника 0,81—1,35 мм, заднего — 0,96—1,40 мм в диаметре наибольшего сечения. Мужской концевой половой аппарат представлен крупным семенным пузырьком, находящимся возле переднего края брюшной присоски. Половое отверстие расположено почти посередине между передним краем брюшной присоски и развилком кишечника. Яичник значительно меньше семенников, овальной формы, лежит на левой кишечной ветви, размер его



142 *143*

142. *Gorgoderina* (*Gorgorimma*) *diaster* Lutz, 1926 (по Лютцу, 1926)
143. *Gorgoderina* (*Gorgorimma*) *permagna* Lutz, 1926
(по Пигулевскому, 1953)

0,60—0,84 мм в диаметре наибольшего сечения. Желточники гроздевидные, не четко разделенные на правый и левый, состоят приблизительно из 5—6 фолликулов каждый. Расположены желточники возле заднего края брюшной присоски. Матка находится позади брюшной присоски, между ветвями и кнаружи от кишечных ветвей. Петли матки многочисленные и более или менее одинаково тонкие по всей длине.

При сравнении паразитов *Gorgoderina* (*Gorgorimma*) *diaster* Lutz, 1926 и *Gorgoderina* (*Gorgorimma*) *permagna* Lutz, 1926 обращает на себя внимание сходство в строении того и другого вида. Некоторое отличие имеется только в величине яичника относительно семенников: у одного вида яичник меньше, а у другого яичник равен по величине семенникам. Точно так же брюшная присоска у одного вида крупнее ротовой, тогда как у другого вида обе присоски более или менее одинаковы. В связи с этим я не объединил эти виды, несмотря на некоторое сходство в их строении, а также из-за отсутствия данных по истории развития *Gorgoderina* (*Gorgorimma*) *permagna* Lutz, 1926.

Литература: Lutz, 1926, стр. 1503—1504.

Gorgoderina (*Gorgorimma*) *schistorchis* Steelman, 1938

(Рис. 144)

Хозяин: американский протей (*Necturus maculosus maculosus* из сем. *Proteidae*).

Локализация: мочевой пузырь.

Место обнаружения: США (Оклахома).

Описание вида (по Стилману, 1938). Форма тела паразита веретенообразная. Кпереди от брюшной присоски тело червя равномерно сужено. Кзади от брюшной присоски тело сильно вытянуто и постепенно суживается по направлению к заднему концу паразита; оно несколько уплощено в дорзо-вентральном направлении. Кутикула гладкая. Длина паразита 2,307 мм. Крайние пределы длины от 1,58 мм до 3,28 мм; наибольшая ширина 0,397 мм. Крайние пределы ширины 0,288—0,576 мм. Диаметр ротовой присоски 0,274 мм. Крайние пределы в размерах ротовой присоски 0,216—0,360 мм. Брюшная присоска круглая, крупнее ротовой, расположена в передней трети тела червя, 0,349 мм в диаметре. Крайние пределы в диаметре брюшной присоски 0,288—0,468 мм. Вокруг ротовой и брюшной присосок расположено по пяти небольших сосочков. Соотношение размеров ротовой и брюшной присосок, как 1 : 1,27. Пищевод трубковидный, размером 0,072 мм. Крайние размеры пищевода 0,04—0,11 мм. Ветви кишечника простые, трубковидные, более или менее одинаковые в диаметре поперечного сечения на всем протяжении, вплоть до слепых концов, которые находятся на некотором расстоянии кпереди от заднего конца тела червя. Яичник, желточники и семенники находятся позади брюшной присоски, между ветвями кишечника. Семенники сильно вытянуты параллельно длинной оси тела червя, лопастные, расположены по диагонали один позади другого. Передний семенник лежит наискось кзади от яичника, возле левой кишечной ветви. Задний семенник находится далеко кзади от яичника и далеко кпереди от заднего конца тела червя, возле правой кишечной ветви. Размеры переднего семенника 0,266 мм длины. Крайние размеры переднего семенника 0,180—0,432 мм длины. Размеры заднего семенника 0,230—0,468 мм длины. Яичник овальный, без лопастей, расположен позади желточников, возле левой или правой кишечной ветви,

У шести исследованных паразитов яичник лежал справа, у четырех — слева. Размер яичника 0,153 мм длины и 0,115 мм ширины. Крайние вариации в размерах яичника 0,130—0,194 мм длины и 0,093—0,180 мм ширины. Желточники двух- и трехлопастные, расположены возле заднего края брюшной присоски. Тельце Мелиса находится посередине между желточниками. Лауреров канал имеется. Желточный проток проходит вентрально от тельца Мелиса. Матка находится позади брюшной присоски и начинается от оотипа. Матка состоит из нисходящей и восходящей петель, лежащих между и кнаружи от ветвей кишечника. В дистальной части матки яйца содержат мирацидия. Размеры яиц 0,027 × 0,017 мм. Крайние размеры яиц 0,024—0,030 × 0,015—0,019 мм.

Литература: Steelman, 1938, стр. 383—386.

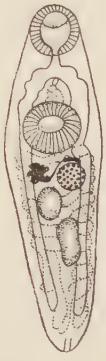
Gorgoderina (*Gorgorimma*) *tenua* Rankin, 1937

(Рис. 145)

Хозяин: хвостатая амфибия (*Eurycea guttolineata* из подсем. *Plethodontinae*).
Локализация: мочевой пузырь.
Место обнаружения: США (Северная Каролина).

Описание вида (по Ренкину, 1937). Форма тела паразита веретенообразная. Кпереди от брюшной присоски тело конически суживается по направлению к переднему концу паразита. Кзади от брюшной присоски тело червя сильно вытянуто, равномерно суживается по направлению к заднему концу и несколько уплощено в дорзо-вентральном направлении. Кутикула гладкая. Длина паразита 3,06—3,32 мм; наибольшая ширина 0,79—0,85 мм. Ротовая присоска овальной формы, размером 0,40—0,42 × × 0,37—0,39 мм. Брюшная присоска также овальной формы, несколько крупнее ротовой, расположена в передней трети тела червя и не выдается за края тела паразита. Размер брюшной присоски 0,51—0,57 × 0,53—0,54 мм. Соотношение размеров ротовой и брюшной присосок, как 1 : 1,3. Пищевод трубковидный, прямой, короткий. Ветви кишечника простые, трубковидные, немного не доходят до заднего конца тела червя. Развилок кишечника находится ближе к ротовой, чем к брюшной присоске. Экскреторное отверстие расположено дорзально в заднем конце тела червя. Экскреторный пузырь длинный, трубковидный, лежит медианно между яичником и задним концом тела паразита. Яичник, желточники и семенники находятся позади брюшной присоски, между ветвями кишечника и расположены довольно компактно вблизи друг друга и далеко от заднего конца тела червя. Семенники неправильно-овальной формы, цельнокрайные, расположены несколько наискось, один позади другого. Передний семенник находится тотчас же позади правого желточника, несколько наискось и кзади от яичника, возле правой кишечной ветви. Задний семенник расположен посередине между брюшной присоской и задним концом тела паразита, сравнительно далеко кзади от яичника, возле левой кишечной ветви. Размер переднего семенника 0,25 × 0,24 мм, заднего — 0,38 × 0,20 мм. Овальной формы семенной пузырек лежит возле развилка кишечника. Половое отверстие находится тотчас же позади развилка кишечника. Яичник не совсем правильной овальной формы, цельнокрайный, находится тотчас же позади левого желточника, возле левой кишечной ветви. Размер яичника 0,26 × 0,23 мм. Желточники с небольшими лопастями, находятся возле заднего края брюшной присоски. Матка

144



145

144. *Gorgoderina* (*Gorgorimma*) *schistorchis* Steelman, 1938
по Стилману, (1938)

145. *Gorgoderina* (*Gorgorimma*) *tenua* Rankin, 1937
(по Ренкину, 1937)

расположена позади брюшной присоски, между ветвями и кнаружи от ветвей кишечника. Петли матки довольно толстые и одинакового диаметра. Размер яиц 0,029 × 0,018 мм.

Литература: Rankin, 1937, стр. 29—42; Walton, 1938, стр. 1—24.

Gorgoderina chilensis Dioni, 1947

Хозяин: лягушка — ринодерма Дарвина (*Rhinoderma darwini* из сем. *Engystomatidae*).
Локализация: мочевой пузырь.
Место обнаружения: Южная Америка (Чили, Монтевидео).
Описание вида не приведено из-за отсутствия соответствующей литературы.

Литература: Dioni, 1947, стр. 1—11.

Gorgoderina rochalimai Pereira et Cuocolo, 1940

Хозяин: жаба (*Bufo paracnemis* из сем. *Bufonidae*).
Локализация: мочевой пузырь.
Место обнаружения: Южная Америка (Северная Бразилия).
Описание вида не приведено из-за отсутствия соответствующей литературы.

Литература: Pereira e Cuocolo, 1940, стр. 413—420.

Род *Phyllochorus* Dayal, 1938

Диагноз рода

Phyllodistomatinae. Тело плоское, разделенное на переднюю, узкую, удлиненную часть и заднюю, расширенную, почти круглую. Фаринкса нет, пищевод длинный. Кишечные стволы простые, доходят до заднего конца тела. Половое отверстие лежит между развилком кишечника и брюшной присоской. Округлые семенники частью налегают на вентральную поверхность кишечных стволов. Круглый яичник лежит на одном уровне с желточниками, на вентральной стороне кишечного ствола. Два неразветвленных желточника лежат у антеро-латеральных краев оотипа. Имеется семяприемник. Матка располагается между кишечными стволами. Экскреторный пузырь имеет форму трубки. Яйца с крышечкой и толстой, коричневой оболочкой.

Паразиты полости тела пресноводных рыб.

Типичный и единственный вид: *Phyllochorus macronius* Dayal, 1938.

Phyllochorus macronius Dayal, 1938

(Рис. 146)

Хозяин: рыба (*Macrones tengara*).
Локализация: полость тела.
Место обнаружения: Индия.
Описание вида (по Дайялю, 1938). Тело сильно сплюснутое, белого цвета, с гладкой, лишенной шипов кутикулой. Передняя часть

тела узкая, удлиненная, а задняя сильно расширенная, почти шаровидная. Длина паразита 3,15 мм, ширина — 1,85 мм (в задней части). Длина суженной передней части 1,25 мм, ширина 0,55 мм; длина задней расширенной части 1,9 мм. Ротовая присоска круглая, 0,4 мм в диаметре. Брюшная присоска меньше ротовой, овальная, размером 0,35 × 0,34 мм, расположена на соединении «шейки» с расширенной частью, на расстоянии 1,2 мм от переднего конца тела. Маленькое, овальное ротовое отверстие, расположено субтерминально в передней части ротовой присоски; оно непосредственно ведет в длинный пищевод, длиною 0,41 мм, при ширине 0,09 мм, который разделяется на два длинных кишечных ствола, достигающих заднего конца тела червя. Экскреторное отверстие расположено на вентральной стороне заднего конца тела паразита; длинный экскреторный пузырь тянется до семенников. Половое отверстие находится позади развилка кишечника, на расстоянии 0,9 мм от переднего конца и на 0,3 мм впереди брюшной присоски. Семенники лежат параллельно один другому, в передней половине расширенной части тела, частично налегая на вентральную поверхность кишечных стволов. Правый семенник крупнее левого, 0,4 × 0,31 мм, в то время как левый достигает 0,39 × 0,30 мм. Правый семенник отстоит на 1,8 мм от переднего конца тела червя, а левый на 1,7 мм, т. е. лежит несколько впереди правого семенника. Половая бурса отсутствует, а овальный семенной пузырек лежит свободно в паренхиме; его размер равен 0,08 × 0,065 мм. Он ведет в S-образный семяизвергательный канал, открывающийся в половое отверстие. Семяизвергательный канал окружен многочисленными одноклеточными простатическими железистыми клетками. Яичник лежит впереди правого семенника, частично налегая на него и на вентральную поверхность кишечного ствола; яичник находится на расстоянии 1,57 мм от переднего конца тела, почти на одном уровне с желточниками; он овальной формы, длиною 0,23 мм и шириною 0,22 мм. Из его левого края выходит яйцевод, открывающийся в оотип. Большой грушевидный семяприемник лежит с правой стороны оотипа, вентрально от яйцевода. Он достигает 0,1 мм в длину, при ширине 0,06 мм. Два крупных желточника расположены в середине антеро-латеральных краев оотипа, позади брюшной присоски, на расстоянии 1,6 мм от переднего конца. Правый желточник более или менее овальной формы, размером 0,16 × 0,12 мм, а левый, цилиндрический, крупнее правого, достигая 0,23 × 0,11 мм. Протоки обоих желточников входят в оотип отдельно. Оотип окружен тельцем Мелиса. Матка выходит из заднего края оотипа против отверстия правого желточного протока и идет в заднем направлении, описывая петли между кишечными стволами, позади семенников; в переднем направлении она проходит дорзально от брюшной присоски к половому отверстию. Яйца овальные с толстой коричневой оболочкой, снабжены крышечкой; размер их 0,029—0,031 × 0,021—0,023 мм.

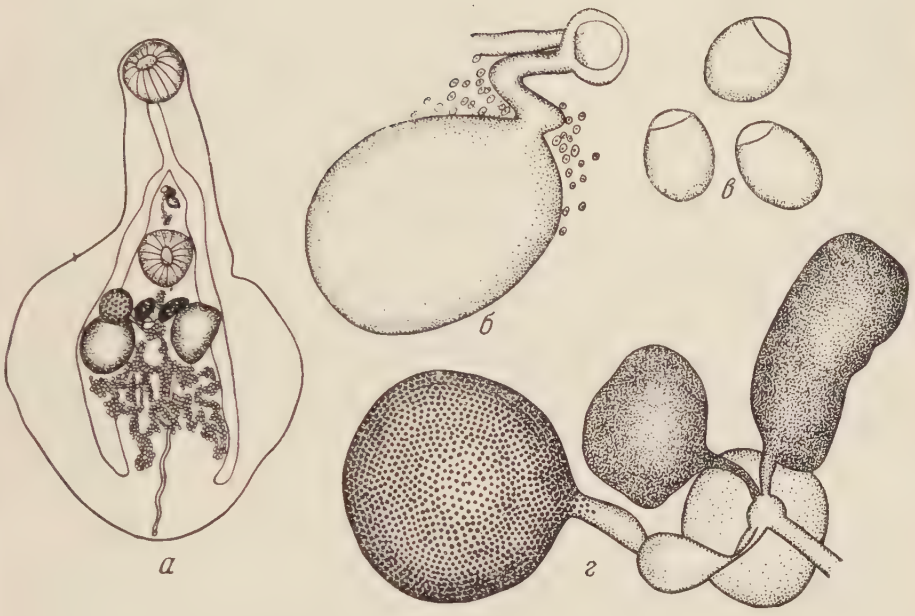
Литература: Dayal, 1938, стр. 138—141.

Род *Xystretum* Linton, 1910

Синонимы: *Macia* Travassos, 1920; *Cataptroides* MacCallum, 1917

Историческая справка

Изучая паразитофауну рыб Флориды (США), Линтон (1910) описал два новых вида трематод, которые выделил в новый род *Xystretum*. У паразитов этого рода на вентральной поверхности тела имелись поперечные



146

146. *Phyllochorus macronius* Dayal, 1938 (по Дайялю, 1938)
а — общий вид; *б* — половая бурса; *в* — яйца; *г* — женская половая система

кутикулярные борозды, а у одного из видов — *X. papillosum* — еще и волосоподобные шипики. Несколько позже в той же Флориде Мак Келлум (MacCallum, 1917) также обнаружил два вида с замкнутым кишечником. Оба новых вида Мак Келлум отнес к роду *Catoptroides*. Через три года после этого Травассос (1920) также описал один новый вид в Бразилии. У этого вида, как и предыдущих, слепые концы кишечных ветвей сливались в сплошную дугу. Подобная особенность в строении пищеварительного тракта, отличающаяся от остальных горгодерид, заставила Травассоса выделить свой и маккелумовские виды в новый род *Macia*. Однако, ближе познакомившись со статьей Линтона, Травассос в одной из последующих работ, писал: «Я увидел, что мой род *Macia* очень близок к *Xystretum*». Однако Травассос, вопреки собственному заявлению о сходстве вышеуказанных видов, не свел свой род *Macia* к синониму линтоновского рода *Xystretum*.

Таким образом, и после работы Травассоса остались в системе сем. *Gorgoderidae* два рода: *Macia* и *Xystretum*.

Род *Xystretum* Linton, 1910 характеризовался следующими данными.

Трематоды грушевидной формы, от 0,75 мм до 2,10 мм длины. Кутикула в большинстве случаев покрыта мелкими волосообразными шипиками и поперечными бороздами на вентральной поверхности тела червя. Фаринкс отсутствует. Пищевод короткий. Кишечные ветви сливаются в задней части тела червя, образуя дугу. Циррус крупный.

Паразиты мочевого пузыря рыб Северной Америки.

В род были включены два вида: *Xystretum solidum* Linton, 1910 и *Xystretum papillosum* Linton, 1910, сравнительное описание которых приведено ниже.

Размеры и строение органов двух видов рода *Xystretum*, в мм

	X. solidum	*X. papillosum*
Хозяин паразита	*Balistes capriscus*	*Rhinesomus triqueter*
Локализация	Мочевой пузырь	Мочевой пузырь
Место обнаружения	Сев. Америка (Тортугас)	Сев. Америка (Тортугас)
Кутикула	Покрыта поперечными бороздами на вентральной стороне диска	Покрыта мелкими волосообразными шипиками
Длина и ширина тела в области диска	0,75×0,9	2,10×2,17
Длина и ширина передней узкой части тела паразита	0,75×0,36	1,4×0,5—0,73
Размер ротовой присоски	0,24×0,27	0,42×0,45
Размер брюшной присоски	0,30×0,34	0,62×0,63
Строение кишечника	Кишечные ветви соединяются слепыми концами друг с другом	Кишечные ветви сливаются сзади?
Строение и расположение половых желез	Яичник, желточники и семенники лопастные, расположены возле заднего края брюшной присоски, между ветвями кишечника, далеко от заднего конца тела червя	Яичник, желточники и семенники лопастные, расположены возле заднего края брюшной присоски, между ветвями кишечника, далеко от заднего конца тела червя

Продолжение

	X. solidum	*X. papillosum*
Строение мужского концевого полового аппарата	Имеются половая бурса, извитой семенной пузырек, слабо развитые простатические железы и гладкий циррус	Имеются половая бурса, извитой семенной пузырек, простатические железы и гладкий циррус
Строение матки	Матка расположена между кишечными стволами; петли ее немногочисленны	Матка расположена между кишечными стволами; ее петли многочисленны
Размер яиц	0,042×0,015	0,030—0,015× ×0,040—0,020

Род *Macia* Travassos, 1920 характеризуется следующим диагнозом. Трематоды грушевидной формы от 3,4 мм до 5 мм длины. Кутикула, по данным Травассоса (1920, 1923), гладкая, поперечных борозд на вентральной поверхности тела червя нет. Фаринкс отсутствует. Пищевод трубковидный, короткий. Ветви кишечника простые, трубковидные, сливаются сзади, образуя непрерывную дугу. Яичник, желточники и семенники лопастные, расположены вблизи заднего края брюшной присоски, далеко от заднего конца тела червя. Петли матки находятся между ветвями и кнаружи от ветвей кишечника.

Паразиты мочевого пузыря сростночелюстных рыб Северной и Южной Америки.

В этот род входило три вида: *Macia magna* (MacCallum, 1917), *Macia aluterae* (MacCallum, 1917), *Macia pulchra* Travassos, 1920, краткое сравнительное описание которых и приведено ниже.

Размеры и строение органов трех видов рода *Macia*, в мм

	M. magna	*M. aluterae*	*M. pulchra*
Хозяин паразита	*Balistes capriscus*	*Ceratocanthus schoepfii*	*Spheroides testudineus*
Локализация	Мочевой пузырь	Мочевой пузырь	Мочевой пузырь
Место обнаружения	Кей-Вест, Флорида—Сев. Америка	Кей-Вест, Флорида — Сев. Америка	Бразилия—Южн. Америка
Кутикула	Гладкая	Гладкая	Гладкая
Длина червя	5	3,4	4,5
Ширина червя	3,4	2,6	3
Размер ротовой присоски	0,4	0,2	0,49
Размер брюшной присоски	1,0	—	0,71
Строение кишечника	Кишечные ветви сливаются сзади, образуя непрерывную дугу	Кишечные ветви сливаются сзади, образуя непрерывную дугу	Кишечные ветви сливаются сзади, образуя непрерывную дугу

Продолжение

	M. magna	*M. aluterae*	*M. pulchra*
Строение и расположение половых желез	Яичник, желточники и семенники лопастные, расположены возле заднего края брюшной присоски, далеко от заднего конца тела червя	Яичник, желточники и семенники лопастные, расположены возле заднего края брюшной присоски, далеко от заднего конца тела червя	Яичник, желточники и семенники лопастные, лежат разреженно, недалеко от заднего края брюшной присоски и далеко от заднего конца тела червя
Строение мужского концевого полового аппарата	Половая бурса крупная, циррус 0,6 длины	Циррус 0,4 длины	Овальная половая бурса 0,31 длины. Семенной пузырек мелкий
Строение матки	Петли матки лежат между ветвями и кнаружи от ветвей кишечника	—	Петли матки находятся между ветвями кишечника
Размер яиц	—	—	0,051—0,057×—×0,028—0,034 и 0,026×0,015

Как видно из приведенных данных, виды *Xystretum* Linton, 1910 и *Macia* Travassos, 1920 имеют много общих черт, но как будто бы отличаются строением кишечного тракта, а также наличием у некоторых видов шипиков и борозд на кутикуле. Однако Мантер (1947), проведя ревизию видов рода *Macia* и *Xystretum*, показал, что, за исключением *Macia pulchra* Travassos, 1920, все остальные виды совершенно сходны между собой. Обнаружив несколько паразитов у тех же самых хозяев и в той же части Америки, где производили свои исследования Линтон (1910) и Мак Келлум (1917), Мантер сличил свои находки с таковыми же Линтона и Мак Келлума. При этом Мантер пришел к выводу что маккеллумовские виды должны быть отнесены не к роду *Catoptroides* или *Macia*, а к роду *Xystretum* Linton, 1910. Более детальное изучение маккеллумовских и линтоновских видов и сравнение их с паразитами, найденными самим Мантером, привели его к заключению, что *Xystretum solidum*, *X. papillosum*, *Macia magna* и *M. aluterae* являются одним и тем же видом — *Xystretum solidum* Linton, 1910. Сравнив далее по описанию и рисунку в работе Травассоса (1920) *Macia pulchra* Travassos, 1920 с *Xystretum solidum* Linton, 1910, Мантер пришел к выводу, что и эти виды очень близки друг к другу. Исключение составляет отсутствие шипиков и кутикулярных борозд у *Macia pulchra*. Поэтому Мантер сохраняет за этим видом право на самостоятельность, но переносит его из рода *Macia*, который он полностью упраздняет, в род *Xystretum*.

Таким образом, в результате ревизии Мантера от пяти видов, принадлежащих к двум родам, осталось только два вида, принадлежащих к одному роду: *Xystretum solidum* Linton, 1910 и *Xystretum pulchrum* (Travassos, 1920).

Диагноз рода *Xystretum*

Phyllodistomatinae. Трематоды грушевидной формы с вытянутым в виде конуса передним концом, где помещается ротовая присоска, и расширенным в виде диска овальным или круглым задним отделом тела, расположенным кзади от брюшной присоски. Тело сплющено в дорзовентральном направлении. Кутикула гладкая или покрыта мелкими волосообразными шипиками и поперечными бороздами на вентральной поверхности тела червя. Фиксаторный аппарат представлен двумя присосками, из коих брюшная крупнее ротовой. Пищеварительная система состоит из ротового отверстия, расположенного в ротовой присоске, трубковидного короткого пищевода и простых трубковидных стволов кишечника, сливающихся сзади и образующих непрерывную дугу. Яичник, желточники и семенники лежат компактно кзади от брюшной присоски, между ветвями кишечника, далеко от заднего конца тела червя. Семенники парные, лопастные, расположены несколько наискось друг против друга. Мужской концевой половой аппарат представлен половой бурсой, семенным пузырьком и крупным, гладким циррусом. Яичник лопастной, расположен сбоку или несколько кзади от желточников. Желточники лопастные, находятся возле заднего края брюшной присоски. Матка расположена между ветвями кишечника, однако отдельные ее ветви могут заходить и кнаружи от кишечных ветвей.

Паразиты мочевого пузыря сростночелюстных рыб (*Plectognathi*) в Северной и Южной Америке.

Типичный вид: *Xystretum solidum* Linton, 1910.

Таблица для определения видов рода *Xystretum* Linton, 1910

1 (2). Кутикула снабжена шипиками и поперечными бороздами . . . . . *Xystretum solidum* Linton, 1910.

2 (1). Кутикула лишена шипиков и поперечных борозд . . . . . *Xystretum pulchrum* (Travassos, 1920).

Xystretum solidum Linton, 1910

Синонимы: *Xystretum papillosum* Linton, 1910; *Catoptroides magnum* MacCallum, 1917; *Catoptroides aluterae* MacCallum, 1917; *Macia magna* Travassos, 1920; *Macia aluterae* (MacCallum, 1917) Travassos, 1920.

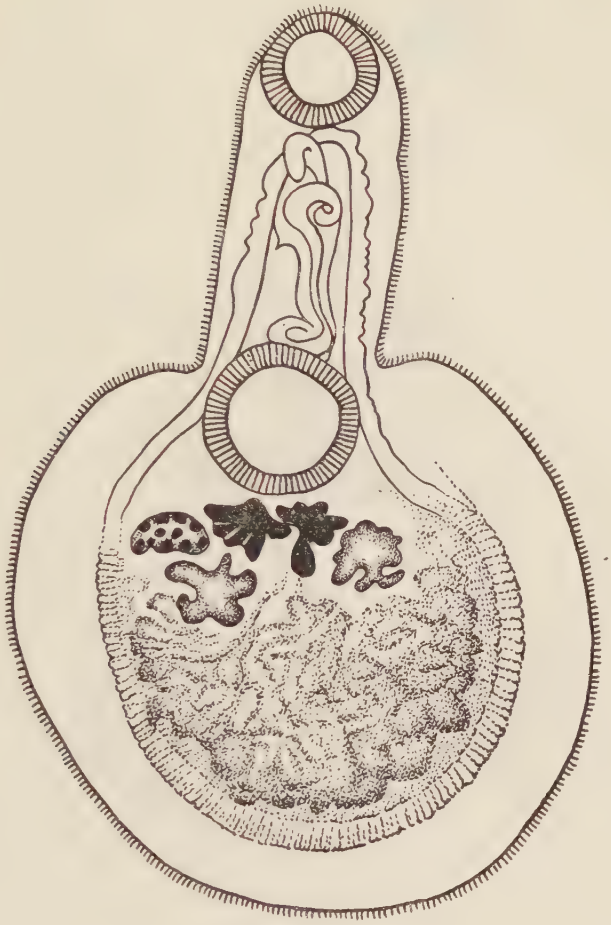
(Рис. 147 и 148)

Хозяева: рыбы (*Balistes capriscus*, *Ceratocanthus schoepfii* и *Rhinesomus triqueter*).

Локализация: мочевой пузырь.

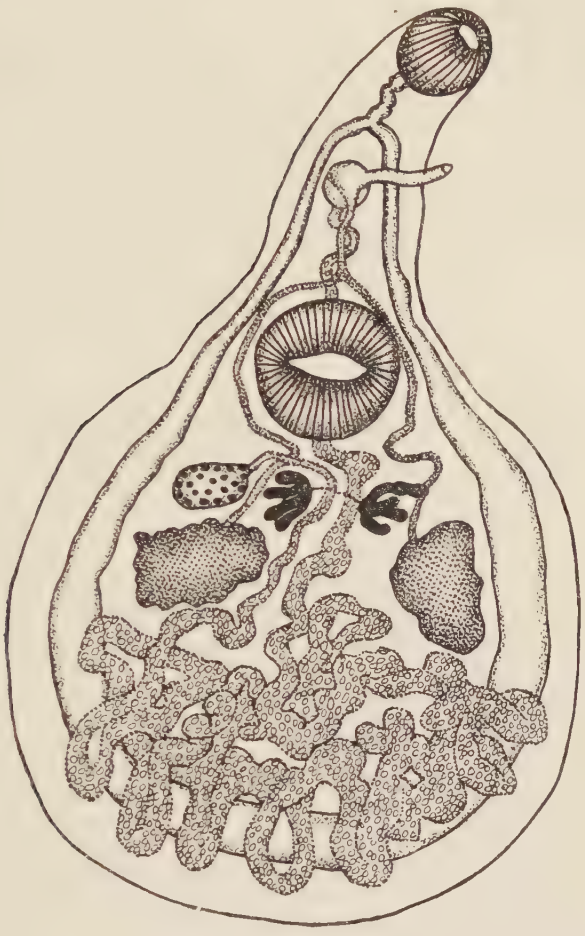
Место обнаружения: США (Кей-Вест, Тортугас, Флорида).

Описание вида. Форма тела паразита грушевидная. Кпереди от брюшной присоски тело червя сужено и вытянуто наподобие конуса. Кзади от брюшной присоски тело паразита расширено, дисковидной формы. Тело червя уплощено в дорзо-вентральном направлении. Кутикула покрыта мелкими волосообразными шипиками и поперечными (до 50) бороздами на вентральной поверхности червя. Длина трематоды достигает 6 мм; наибольшая ширина в задней, дисковидной части тела — 3,5 мм. Ротовая присоска круглая или овальная, размером 0,24—0,42 ×



147

147. *Xystretum solidum* Linton, 1910 (по Линтону, 1910)



148

148. *Xystretum solidum* Linton, 1910 (по Мак Келлуму, 1917)

×0,27—0,45 мм. Брюшная присоска также круглая или овальная, размером 0,30—0,62 × 0,34—0,63 мм, в некоторых случаях достигает 1,0 мм в диаметре. Пищевод короткий, трубковидный. Ветви кишечника простые, трубковидные, сливаются сзади и образуют непрерывную дугу. Яичник, желточники и семенники расположены компактно позади брюшной присоски, между ветвями кишечника, далеко от заднего конца тела червя. Семенники крупные, лопастные, лежат несколько по диагонали друг против друга. Мужской концевой половой аппарат представлен крупной половой бурсой и большим гладким циррусом до 0,6 мм длины. Яичник с небольшими лопастями, расположен сбоку, на одном уровне с желточниками. Желточники крупные, глубоколопастные, расположены возле заднего края брюшной присоски. Матка находится между ветвями кишечника, однако отдельные петли ее заходят и кнаружи от кишечных ветвей. Яйца многочисленные, размером 0,041—0,020 × 0,051—0,042 мм.

Литература: Linton, 1908, стр. 119—120; Linton, 1910, стр. 51—52; MacCallum, 1917, стр. 64—66; Travassos, 1920, стр. 17; Travassos, 1923, стр. 224—225; Manter, 1947, стр. 329—330

Xystretum pulchrum (Travassos, 1920)

Синоним: *Macia pulchra* Travassos, 1920

(Рис. 149)

Хозяин: рыба-иглобрюх (*Spheroides testudineus*)

Локализация: мочевой пузырь.

Место обнаружения: Южная Америка (Бразилия, провинция Мангвингос).

Описание вида (по Травассосу, 1920 и 1923). Форма тела паразита грушевидная. Часть тела паразита, расположенная кпереди от брюшной присоски, узкая, конической формы. Часть тела, расположенная кзади от брюшной присоски, округлой формы. Тело уплощено в дорзовентральном направлении. Кутикула гладкая, без шипов. Длина червя 4 мм; наибольшая ширина в задней дисковидной части тела 3 мм. Ротовая присоска круглая, 0,49 мм в диаметре. Брюшная присоска также круглая, значительно крупнее ротовой, 0,71 мм в диаметре. Обе присоски расположены в передней половине тела червя. Пищевод короткий, трубковидный, довольно толстый; его диаметр близок к диаметру кишечника; длина его 0,24 мм. Ветви кишечника простые, трубковидные. В заднем конце тела червя обе ветви сливаются, образуя непрерывную трубку, опоясывающую половые органы паразита. У некоторых паразитов на месте слияния кишечных ветвей имеется хорошо выраженная перетяжка — след соединения обоих кишечных стволов. Средний диаметр просвета кишечника равен 0,21 мм. Экскреторный пузырь длинный, цилиндрический; экскреторное отверстие открывается субтерминально. Семенники эллипсовидной формы, лопастные, расположены в задней дисковидной части тела паразита, довольно далеко кзади от брюшной присоски и лежат на одном уровне один против другого; их размеры: 0,38 × 0,29 мм и 0,43 × 0,22 мм. Концевой мужской половой аппарат представлен овальной половой бурсой 0,31 мм длины и мелким семенным пузырьком. Мужское и женское половые отверстия, лежащие рядом, расположены посередине между ротовой и брюшной присосками. Яичник не совсем правильной круглой

формы, 0,21 мм в диаметре. Он лежит между левым семенником и левым желточником, возле левой кишечной ветви. Желточники пальцевидные, с 3—4 крупными лопастями, расположены между ветвями кишечника, брюшной присоской и семенниками. Размеры желточников: 0,31 × 0,12 мм и 0,28 × 0,08 мм. Матка с большим числом петель, расположена кзади от брюшной присоски, между кишечными стволами. Многочисленные яйца, по данным Травассоса, отличаются чрезвычайной варпабильностью в размерах. Наряду с крупными яйцами, размером 0,051—0,057 × 0,028—0,034 мм, имеются мелкие, размер которых не превышает 0,026 × 0,015 мм. По всей видимости, это яйца не одинаковой зрелости: более мелкие — незрелые и более крупные — зрелые.

Литература: Travassos, 1920, стр. 17; Travassos, 1923, стр. 224; Manter, 1947, стр. 330—331.

[ПОДСЕМЕЙСТВО *PLESIOCHORINAE* PIGULEVSKY, 1952[1]

Диагноз [подсемейства

Gorgoderidae. Крупные трематоды грушевидной или ланцетовидной формы. Передняя часть тела червя, несущая ротовую присоску, сужена и вытянута. Тело паразита сплющено в дорзо-вентральном направлении. Кутикула гладкая. Ротовая и брюшная присоски расположены в передней трети тела червя. Мышечный фаринкс имеется. Кишечные ветви простые, трубковидные. Яичник, желточники и семенники расположены кзади от брюшной присоски. Яичник лежит между кишечными ветвями, желточники и семенники — на кишечных ветвях. Семенники парные, по одному справа и слева от продольной средней линии тела червя. Семяприемник крупный. Матка расположена кзади от брюшной присоски, ее петли лежат как между, так и кнаружи от кишечных ветвей.

Паразиты мочевого пузыря черепах Средиземного моря и острова Новая Гвинея.

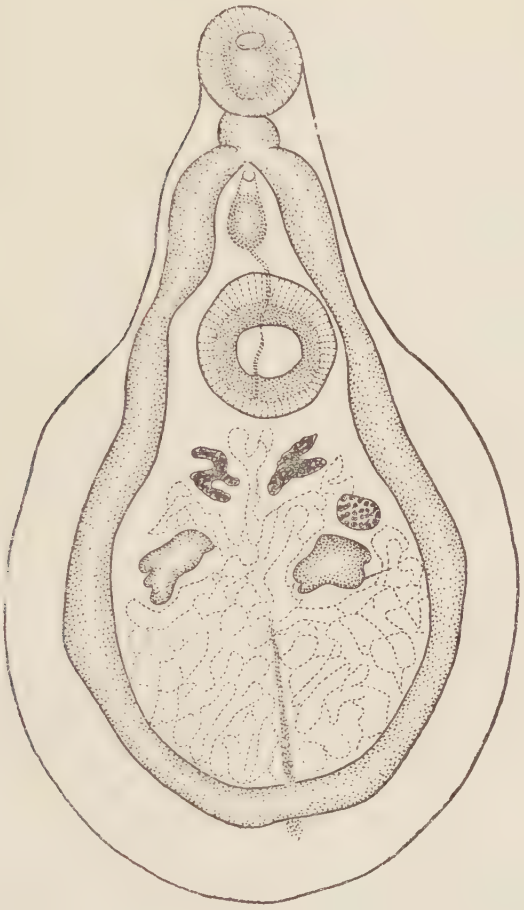
Типичный и пока единственный род: *Plesiochorus* Looss, 1901.

Род *Plesiochorus* Looss, 1901

Историческая справка

При вскрытии черепахи *Chelone mydas* из Средиземного моря Рудольфи (1819) обнаружил в мочевом пузыре трематоду, которую назвал *Distoma cymbiforme*. После Рудольфи этого паразита снова под тем же наименованием — *Dist. cymbiforme* — описал Дизинг (Diesing, 1850). В 1893 году Сонсино (Sonsino) при вскрытии черепах *Chalichelis atra* и *Chelone* sp. в г. Пиза обнаружил вновь этого паразита. Еще позже Стоссич (1895, 1897) опять-таки у морских черепах Средиземного моря близ Триеста, а именно у *Caretta caretta*, нашел в мочевом пузыре тот же вид и сохранил за ним без изменения родовое и видовое наименование, данное Рудольфи. В 1899 году Браун (Braun) обосновал для одной из групп горгодерид род *Phyllodistomum*, к которому позже (1901) отнес и *D. cymbiforme* Rud.

[1] Публикуется впервые.



149

149. *Xystretum pulchrum* (Travassos, 1920) (по Травассосу, 1928)

Наконец, Лоосс (1901, 1902), просматривая паразитов черепах с острова Новая Гвинея, принадлежащих, по его мнению, к виду, описанному Рудольфи, обратил внимание на присутствие у них фаринкса и семяприемника. Последние отсутствуют у представителей рода *Phyllodistomum*, но всегда имеются у анапоррутин. В связи с этим Лоосс выделил паразитов черепах из рода *Phyllodistomum* и обосновал для них новый род *Plesiochorus*. Лоосс приводит следующую характеристику нового рода: «Средней величины анапоррутины с умеренным расширением задней части тела. Семенники простые, но глубоколопастные, как и желточники, лежат частично на кишечных стволах, а частью кнаружи и кнутри от них». В этот род входил до последнего времени единственный вид *Pl. cymbiformis*, найденный различными исследователями у черепах Средиземного моря (у берегов южной Европы) и острова Новая Гвинея. Однако, сравнивая описания и рисунки паразита у Лоосса и других исследователей, нетрудно отметить ряд отличий как в форме тела, так и в строении отдельных органов червя. Так, например, Рудольфи, Сонсино, Стоссич и Браун указывают, что *Pl. cymbiformis* имеет переднюю часть тела суженную, вытянутую и заостренную, тогда как задняя часть тела паразита, расположенная позади брюшной присоски, расширенная, овальная с тупым закругленным задним концом. По Лооссу, задняя часть тела червя умеренно расширена, форма паразита ланцетовидная или веретенообразная с заостренными передним и задним концами. Далее строение семенников и желточников совершенно разное у лооссовских, брауновских и стоссичевских паразитов. По Брауну и Стоссичу, у этой трематоды семенники и желточники червя слегка лопастные, по Лооссу — древовидно разветвленные. Наконец, Лоосс обнаружил паразита у водно-сухопутной черепахи острова Новая Гвинея, все остальные — у морских черепах Средиземного моря. В связи с этим паразит, описанный Лооссом, как *Plesiochorus cymbiformis*, является новым подвидом того же рода.

Учитывая приведенные соображения, пришлось вложить в диагноз рода *Plesiochorus* несколько иное содержание по сравнению с тем, которое было первоначально дано Лооссом.

Диагноз рода *Plesiochorus*

Plesiochorinae. Трематоды грушевидной или ланцетовидно-веретенообразной формы с вытянутым наподобие конуса и суженным передним концом, где помещается ротовая присоска, и тупо закругленным или заостренным задним концом. Фиксаторный аппарат представлен двумя присосками, расположенными в передней трети тела червя. Брюшная присоска крупнее ротовой. Пищеварительная система состоит из ротового отверстия, расположенного в ротовой присоске, круглого или несколько овального мышечного фаринкса, в большинстве случаев очень короткого трубковидного пищевода и простых трубковидных стволов кишечника, слепо заканчивающихся вблизи заднего конца тела паразита. Половые железы лежат кзади от брюшной присоски. Семенники парные лопастные или древовидно разветвленные, расположены симметрично на кишечных ветвях позади желточников. Мужское половое отверстие, лежащее рядом с женским, находится вблизи переднего края брюшной присоски. Имеются семенной пузырек и простатические железы. Яичник лопастной, расположен между кишечными ветвями и желточниками, несколько сдвинут влево от срединной линии червя к кишечному стволу, на который он нередко

частично налегает. Желточники слаболопастные или древовидно разветвленные, лежат на кишечных ветвях между семенниками и брюшной присоской. Матка заполняет пространство между кишечными ветвями от яичника до заднего конца тела паразита. Петли матки заходят также кнаружи от кишечных стволов. Семяприемник находится между кишечными ветвями, позади брюшной присоски и впереди яичника.

Паразиты мочевого пузыря черепах Средиземного моря у берегов Южной Европы и острова Новая Гвинея.

Типичный вид: *Plesiochorus cymbiformis* (Rudolphi, 1819).

Plesiochorus cymbiformis (Rudolphi, 1819)

Синонимы: *Distoma cymbiforme* Rudolphi, 1819; *Phyllodistomum cymbiforme* (Rud., 1819) Braun, 1901, nec *Plesiochorus cymbiformis* Looss, 1902

(Рис. 150)

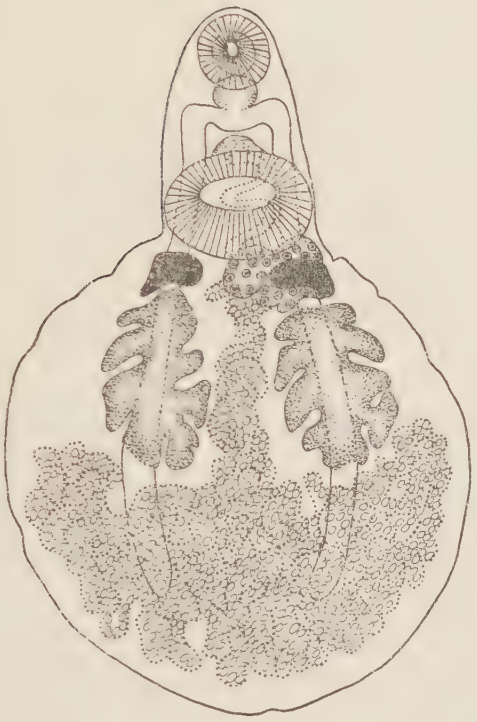
Хозяева: морские черепахи (*Chalichelis atra, Caretta caretta, Chelone mydas* из сем. *Chelonidae*).

Локализация: мочевой пузырь.

Место обнаружения: Средиземное море у берегов южной Европы.

Описание вида. Форма тела паразита грушевидная, с суженным передним и широким, закругленным задним концом тела. Часть тела, расположенная кпереди от брюшной присоски, вытянута наподобие конуса; расположенная же кзади от брюшной присоски — овальной формы. Тело уплощено в дорзо-вентральном направлении. По Рудольфи (1819), брюшная поверхность червя вогнутая, спинная — выпуклая. Кутикула гладкая. Длина паразита достигает 9 мм. По Рудольфи (1819), Сонсино (1850), Стоссичу (1895) и Брауну (1899), длина тела червя колеблется от 4,0 мм до 8,89 мм. Наибольшая ширина паразита, по Стоссичу,— 3,0 мм. Ротовая присоска округлой формы, 0,573—0,650 мм в поперечном диаметре. Брюшная присоска также округлой формы, крупнее ротовой, 0,94—1,0 мм в диаметре. По Стоссичу, брюшная присоска очень крупная, эллиптическая. Обе присоски находятся в передней трети тела червя, в его суженной и несколько вытянутой части, причем брюшная присоска лежит у основания конуса, на границе суженной передней и расширенной задней части тела паразита. Мышечный фаринкс круглой формы, 0,29 мм в диаметре. Пищевод короткий. Ветви кишечника простые трубковидные, слепо заканчиваются недалеко от заднего конца тела червя. Семенники парные, крупные, лопастные, лежат над ветвями кишечника позади брюшной присоски, в расширенной части тела паразита. Мужское половое отверстие, расположенное рядом с женским, находится между бифуркацией кишечника и передним краем брюшной присоски, ближе к последнему. Яичник лопастной, расположен между кишечными ветвями позади брюшной присоски, впереди левого семенника. Желточники лопастные, расположены над ветвями кишечника, между брюшной присоской и семенниками; их размер 0,36—0,42 мм в поперечном сечении. Матка расположена кзади от яичника; петли ее многочисленные, тесно перевитые друг с другом, большей частью лежат кнаружи от кишечных стволов. Яйца овальной формы, 0,032 ×0,023 мм.

Литература: Rudolphi, 1819, стр. 96—371; Diesing, 1850, стр. 342; Sonsino, 1893; Stossich, 1895, стр. 38; Stossich, 1897, стр. 9; Braun, 1899, стр. 720; Braun, 1901, стр. 10—13.



150

150. *Plesiochorus cymbiformis* (Rudolphi, 1819) (по Сто

Plesiochorus cymbiformis elongatus Pigulevsky, 1953

Синоним: *Plesiochorus cymbiformis* в понимании Looss, 1902

(Рис. 151 и 151а)

Хозяин: черепаха — *Carettochelys insculpta* (*Thalassochelys corticata*) из сем. *Carettochelyidae*.

Локализация: мочевой пузырь.

Место обнаружения: остров Новая Гвинея.

Описание вида (по Лоссу, 1902). Форма паразита ланцетовидно-веретенообразная, с вытянутым и суженным передним концом, где помещается ротовая присоска. Кзади от брюшной присоски тело паразита умеренно расширено. Тело уплощено в дорзо-вентральном направлении. Кутикула гладкая. Длина червя достигает 12 мм; наибольшая ширина 2,4 мм. Ротовая присоска круглая, 0,77 мм в диаметре. Брюшная присоска также круглая, крупнее ротовой, 1,3 мм в диаметре. Соотношение размеров ротовой и брюшной присосок, как 1 : 2. Мышечный фаринкс круглой формы. Пищевод трубковидный. Ветви кишечника простые, трубковидные, до заднего конца тела паразита немного не доходят. Семенники парные, древовидно разветвленные, лежат над кишечными ветвями, довольно далеко кзади от брюшной присоски в расширенной части тела червя. Мужское половое отверстие, лежащее рядом с женским, находится вблизи переднего края брюшной присоски. Яичник лопастной, расположен между ветвями кишечника позади брюшной присоски на уровне желточников. Форма яичника, как указывает Лоосс (1902), построена по тому же звездчатому принципу, как и остальные половые железы; лопасти яичника довольно крупные. Желточники древовидно разветвленные, лежат над кишечными ветвями между брюшной присоской и семенниками, впереди последних. Матка расположена в задней части тела червя между яичниками и задним концом тела паразита. Петли матки не столь тесно расположены, как у *Pl. cymbiformis*, но так же, как и у последнего, они лежат не только между кишечными стволами, но и кнаружи от них. Яйца овальной формы, с крышечкой, в начале матки незрелые, размером 0,029—0,03 × 0,023 мм. В конце матки зрелые яйца содержат мирацидиев; размер их достигает 0,038—0,04 × 0,052—0,034 мм. Семяприемник овальной формы, несколько меньших размеров, чем яичник, расположен кпереди от последнего между кишечными стволами. Так же как и яичник, семяприемник несколько сдвинут влево от срединной линии червя.

Литература: Looss, 1902, стр. 469.

КРАТКИЙ ОБЗОР ГЕОГРАФИЧЕСКОГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ ТРЕМАТОД СЕМЕЙСТВА *GORGODERIDAE* LOOSS, 1901

Современное географическое распространение паразитических червей семейства *Gorgoderidae* Looss, 1901 в целом охватывает все части света все моря и океаны. Поскольку сами трематоды не могли расселиться по земному шару, это расселение паразитов приняли на себя их хозяева. Однако трематоды подсемейства *Anaporrhutinae* Looss, 1901, паразиты морских рыб — селяхий, расселились только в морях тропического пояса земли. Но они совершенно не встречались к северу от 45 параллели. Подобное расселение явилось результатом первоначальной адаптации паразитов к определенным видам хозяев семейств *Scyllidae* и *Heterodontidae*,

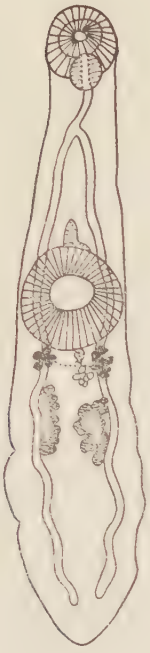
широко распространенных в тропическом поясе морей верхнеюрской эпохи. Более позднее по времени расселение анапоррутин с помощью их хозяев, акул других семейств и скатов, также не способствовало продвижению паразитов в северные моря. Причина этого заключалась в том, что хозяевами анапоррутин являлись акулы и скаты, питающиеся моллюсками и живущие в прибрежных зонах. Наоборот, пелагические хищные акулы и хищные скаты северных, а также южных морей моллюсками не питались. Эти хищные селяхии, как показали многочисленные исследования, оказались свободными от анапоррутин. Таким образом, анапоррутины приспособились к паразитированию только у тех видов акул и скатов, которые вели прибрежный образ жизни в тропических морях и питались преимущественно моллюсками. Единственный хозяин анапоррутин — акула *Squalus acanthias* — населяла не только моря, лежащие к югу, но и к северу от 45 параллели. Однако севернее 45° с. ш. у этих акул анапоррутины не были найдены. Подобное обстоятельство дает повод полагать, что в распространении анапоррутин в тропических морях играли роль также их промежуточные хозяева — моллюски, не встречающиеся севернее 45 параллели. Паразитические черви подсемейства *Plesiochorinae* Pigulevsky обнаружены у морских черепах Средиземного моря и мягкокожих черепах острова Новая Гвинея. Количество находок плезиохорин весьма ограничено, вследствие чего сделать какие-либо выводы о их расселении на земном шаре трудно. Трематоды подсемейства *Phyllodistomatinae* Pigulevsky были обнаружены у костистых рыб и амфибий преимущественно в пресных водах северного полушария. Последнее обстоятельство объясняется тем, что бо́льшая часть видов дефинитивных хозяев филлодистоматин связана с пресными водами, а главнейшие и наиболее многочисленные пресноводные бассейны находятся в северном полушарии. Кроме того, и расселение дефинитивных хозяев филлодистоматин происходило только преимущественно в северном полушарии.

Общее количество видов подсемейства *Phyllodistomatinae* Pigulevsky в различных странах мира

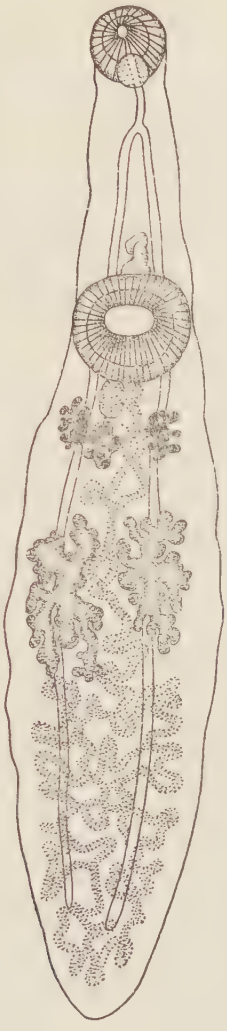
Наименование рода трематод	Европа	Азия	Африка	Сев. Америка	Южн. Америка	Итого
Phyllodistomum	15	25	4	17	—	61
Dendrorchis	—	—	—	—	1	1
Phyllochorus	—	1	—	—	—	1
Xystretum	—	—	—	1	1	2
Gorgoderina	2	2	1	12	7	24
Всего видов . . .	17	28	5	30	9	89

Количество видов в этой таблице превышает число описанных филлодистоматин (82 вида) за счет семи общих для Европы и Азии.

Наиболее древними трематодами являются паразиты рода *Phyllochorus* Dayal, 1938, найденные у костистых рыб в Индии. Эти трематоды имеют семяприемник, что является характерным признаком также анапоррутин. Все остальные филлодистоматины семяприемника не имеют. Однако у



151



151a

151. *Plesiochorus cymbiformis elongatus* Pigulevsky, 1953 (по Лооссу, 1902)
Молодая форма

151а. *Plesiochorus cymbiformis elongatus* Pigulevsky, 1953 (по Лооссу, 1902)
Взрослая форма

трематод родов *Dendrorchis* Travassos, 1926 и *Xystretum* Linton, 1910 также имеется общий признак с анапоррутинами — ветвистое строение желточников.

Трематоды этих двух родов найдены в Южной и Северной Америке. Принимая во внимание, что признаки трематод рода *Phyllochorus* Dayal, 1938 сближают их с более древними в филогенетическом отношении анапоррутинами, можно полагать, что переход паразитов от селяхий к костистым рыбам имел место еще в Индии. В Северной Америке возникли трематоды рода *Phyllodistomum* Braun, 1899, которые затем широко распространились по всему северному полушарию. Наиболее древними представителями филлодистом, повидимому, являются трематоды подрода *Catoptroides* (Odhner, 1902). Они сохранили признаки, свойственные анапоррутинам,— ветвистое или гроздевидное строение желточников. Трематоды подрода *Catoptroides* (Odhner, 1902) являются паразитами главным образом сомовых рыб (из 23 видов паразитов рыб — 11 найдено у сомовых и 12 у окуневых, карповых и др.). Кроме того, они обнаружены у сомовых рыб во всех странах северного полушария, тогда как у остальных отрядов костистых рыб такого широкого распространения филлодистом не наблюдалось. В пользу переселения трематод подрода *Catoptroides* (Odhner, 1902) из Северной Америки в Евразию говорят следующие данные: из семи американских видов филлодистом рыб данного подрода пять найдено у сомовых и только два вида у других отрядов рыб. В свою очередь, сомовые в Северной Америке получили филлодистом от окуневых. Анализ видового состава хозяев показывает, что этот переход паразитов совершился от морских окуневых к пресноводным, а затем уже филлодистомы переселились в сомовых рыб. Следующий подсчет хозяев подтверждает эту мысль. Из 14 видов паразитов рыб Северной Америки, принадлежащих к роду *Phyllodistomum* Braun, 1899, 10 найдено у сомовых и окуневых и только четыре вида у всех остальных отрядов рыб. В других странах северного полушария — Европе, Азии и Африке из 44 видов рода *Phyllodistomum* Braun, 1899 только шесть видов найдено у сомовых и всего лишь три вида у окунеобразных. Трематоды рода *Phyllodistomum* Braun, 1899, возникнув в Северной Америке, переселились затем вместе с сомовыми в восточную Азию. Близость сомов Северной Америки и восточной Азии свидетельствует в пользу этого положения. Благодаря такому родству, некоторые роды сомов Северной Америки и восточной Азии прежде объединялись даже в одно подсемейство *Bagrinae*. В восточной Азии филлодистомы перешли к паразитированию у карповых рыб. В этом отношении обращает на себя внимание наличие в восточной Азии у карповых общих с сомовыми трематод подрода *Catoptroides* (Odhner, 1902). В частности, в Амуре *Phyllodistomum* (*Catoptroides*) *pawlovskii* (Zmeev, 1936) был обнаружен как у сомовых, так и у карповых рыб. Вместе со своими хозяевами филлодистомы затем распространились из районов восточной Азии по трем направлениям. Одна из ветвей нового направления прокладывалась широким фронтом с востока на запад Азии и Европы. Вторая проходила по северной границе Азии и Европы до Скандинавского полуострова. Третья ветвь направилась на юг через восточный Китай до Индии, Аравии и Северной Африки. Продвижение первой ветви расселения филлодистом происходило с помощью главным образом карповых и щуковых рыб; северная ветвь расселения трематод осуществлялась лососевыми, а южная преимущественно сомовыми рыбами. Этим характером расселения филлодистом и можно объяснить, что в Северной Америке у лососевых, карповых и щуковых рыб паразитов данного рода не обнаружено.

С наступлением ледников, центральная и северная ветви расселения филлодистом были разъединены и отодвинуты — первая в средиземноморский и амурский бассейны, вторая к ледовитому морю. После таяния ледников началось новое передвижение паразитов и хозяев: северных — к югу, а южных — к северу. Ряд общих признаков у паразитов восточной Азии и Средиземноморской подобласти подтверждают эту точку зрения. Так, например, японский вид *Phyllodistomum* (*Catoptroides*) *parasiluri* Yamaguti, 1934 и придунайский — *Ph.* (*Catoptroides*) *petruschewskii* Pigulevsky имеют ряд сходных черт строения. При изучении же амурского вида *Phyllodistomum* (*Catoptroides*) *pawlovskii* (Zmeev, 1936) и средиземноморского *Phyllodistomum* (*Catoptroides*) *acceptum* Looss, 1901 ранние стадии маритогонии обоих видов оказались почти не различимыми. Точно так же отмечается общность признаков у *Phyllodistomum* (*Catoptroides*) *stromi* Pigulevsky и такими северными видами, как *Ph.* (*Phyllodistomum*) *megalorchis* Nybelin, 1926, *Ph.* (*Phyllodistomum*) *simile* Nybelin, 1926 и др. Послеледниковое расселение южных филлодистом на север можно проследить, например, по современному распространению *Phyllodistomum* (*Phyllodistomum*) *angulatum* Linstow, 1907, а северных филлодистом на юг — по распространению *Ph.* (*Vitellarinus*) *conostomum* (Olsson, 1876) и *Ph* (*Vitellarinus*) *elongatum* Nybelin, 1926. Совершенно иное расселение, повидимому, происходило у трематод рода *Gorgoderina* Looss, 1902. Из той же Северной Америки паразиты данного рода, адаптировавшиеся к хвостатым амфибиям, переселились в восточную Азию и далее на юг, до Индии. Те же трематоды, которые перешли к паразитированию у лягушек, передвигались в Северной Америке к Лабрадору и далее в Западную Европу, Северную Африку и на восток до Средней Азии. По этому же типу, вероятно, происходило и расселение трематод рода *Gorgodera* Looss, 1899. Возникнув впервые в Мексике, в пользу чего говорит обнаружение *Gorgoderina* (*Gorgoderina*) *skarbilovitschi* Pigulevsky, имеющей сходные черты строения с горгодерами, трематоды рода *Gorgodera* передвигались затем к Лабрадору. Из Северной Америки горгодеры проникли в Западную Европу, Северную Африку и восточную Азию, а затем дошли и до Австралии. Относительная специфичность горгодер в выборе дефинитивного хозяина позволила проследить также путь расселения лягушек рода *Rana*, подрода *Rana* по историческому пути расселения паразитов рода *Gorgodera* Looss, 1899. Известную роль в расселении трематод семейства *Gorgoderidae* Looss, 1901 должны были сыграть также их промежуточные хозяева — моллюски семейства *Sphaeriidae*. Как показали исследования, в различных странах мира промежуточными хозяевами горгодерид являлись разные виды сферид. Так, например, для некоторых видов горгодерин Южной Америки был установлен в качестве промежуточного хозяина *Sphaerium* (*Cyclas*) *bahiensis*, для горгодерин Северной Америки — *Sphaerium occidentale*, в Северной Африке — *Pisidium nitidum*, наконец, в Европе — *Sphaerium corneum* и другие виды. Промежуточными хозяевами для горгодер в Северной Америке оказались *Sphaerium* (*Musculium*) *partumeum*, а в Европе *Sphaerium corneum*, *Pisidium casertanum* и др. Промежуточными хозяевами для филлодистом в Северной Америке оказались *Pisidium abditum*, а в Европе *Dreissena polymorpha* и другие виды. Границы распространения моллюсков и паразитов в некоторых случаях совпадали.

Однако нередко наблюдалось более широкое распространение паразитов по сравнению с их промежуточными хозяевами. Так, например, более или менее совпадали границы распространения у *Gorgoderina*

(*Gorgoderina*) *vitelliloba* (Olsson, 1876) и его промежуточного хозяина *Sphaerium corneum*. Наоборот, границы распространения *Phyllodistomum* (*Phyllodistomum*) *dogieli* Pigulevsky оказались значительно шире, чем промежуточного хозяина *Dreissena polymorpha*. Причина этого зависела, в известной мере, от числа дефинитивных хозяев у паразита. При наличии только одного дефинитивного хозяина, границы распространения паразита и его промежуточного хозяина моллюска могли совпадать. Значительное же число дефинитивных хозяев большей частью приводило к выходу паразита за пределы ареала его промежуточного хозяина. При переселении паразита из одного района в другой, за пределы обитания промежуточного хозяина, соответственно совершался переход и к новому виду моллюска. Однако на всем протяжении миграционного пути по земному шару горгодериды придерживались моллюсков преимущественно одного семейства — *Sphaeriidae*. Поскольку расселение горгодерид носило пассивный характер и было связано с миграцией дефинитивных хозяев, несомненное значение приобретали экологические факторы: среда обитания, сезонные миграции, питание хозяев и др. Так, например, в приведенном нами примере с пелагическими акулами было показано отрицательное значение кочующего образа жизни и хищнического питания дефинитивных хозяев для заражения анапоррутинами. Не сыграли роли и анадромные миграции костистых рыб в историческом расселении филлодистом. Исследования В. А. Догеля (1935, 1947) показали, что во время периодических миграций проходные рыбы меняли свою паразитофауну, освобождаясь от «морских» паразитов по мере продвижения вверх по течению рек к местам нереста. Наоборот, молодь проходных рыб, достигнув известного возраста и спустившаяся по течению рек в море, нацело освобождалась от пресноводной фауны паразитов. Правда, некоторую роль в смысле обмена паразитофауной с приустьевыми обитателями проходные рыбы все же могли сыграть, но основное значение для исторического расселения горгодерид, несомненно, имели «кормовые» миграции хозяев. Известное значение имела также жизнь дефинитивных хозяев на больших глубинах и в холодных северных водах. Как показали мои опыты, мирацидий *Phyllodistomum* (*Phyllodistomum*) *megalorchis* Nybelin, 1926 оказывался наиболее активным в холодной воде при температуре от +5° до +9°Ц. При той же температуре активность мирацидия *Ph.* (*Phyllodistomum*) *folium* (Olfers, 1816) резко снижалась. Наоборот, при оптимальной для *Ph.* (*Phyllodistomum*) *folium* (Olfers, 1816) температуре +20°Ц активность мирацидия первого вида резко падала. Этим обстоятельством и можно объяснить то, что *Ph.* (*Phyllodistomum*) *megalorchis* Nybelin, 1926 не смог продвинуться далеко на юг вместе со своим дефинитивным хозяином — налимом в послеледниковое время. В конечном итоге, на основании изученных палеонтологических данных и современного распространения хозяев, а также современных ареалов и исторических путей расселения горгодерид, определилось время адаптации паразитов к хозяевам. Анапоррутины приспособились к паразитированию у акул и скатов в конце юрского — начале мелового периода. Исторические пути расселения этих паразитов прокладывались главным образом в южном полушарии. В нижнетретичном периоде произошел переход паразитов от селяхий к костистым рыбам, и возникло новое подсемейство червей *Phyllodistomatinae* Pigulevsky. А в конце нижнетретичного — начале верхнетретичного периода осуществился переход филлодистоматин к амфибиям. Исторические пути расселения филлодистоматин и горгодер в основном уже прокладывались в северном полушарии.

ЭВОЛЮЦИЯ ТРЕМАТОД СЕМЕЙСТВА *GORGODERIDAE* LOOSS, 1901

Изменчивость морфологических признаков

Большинство исследователей считают, что дигенетические трематоды произошли от турбеллярий, перешедших от свободного к паразитическому образу жизни. У горгодерид имеются виды, которые сохранили некоторые черты предков — турбеллярий. Так, например, у анапоррутин кишечник с сильно развитыми боковыми выростами, как и у турбеллярий. Точно так же семенники у некоторых анапоррутин мелкие, многочисленные и расположены, как и у турбеллярий, кнаружи от кишечных стволов. Однако подобная картина некоторого сходства имеется только у анапоррутин, но совершенно отсутствует у филлодистоматин и горгодерин. Следовательно из всех трематод семейства *Gorgoderidae* Looss, 1901 на основании этих данных необходимо признать более древними только анапоррутин. В пользу этого взгляда говорит и то, что анапоррутины являются паразитами наиболее древних хозяев горгодерид — селяхий. В процессе эволюции горгодерид имела место изменчивость морфологического характера, в результате которой наблюдалась перестройка формы тела и отдельных групп органов трематод. Эти изменения коснулись таких систем органов, как пищеварительная, выделительная и половая, но, повидимому, очень мало отразились на мышечной и нервной тканях. У наиболее древних трематод подсемейства *Anaporrhutinae* Looss, 1901 форма тела овальная или яйцевидная, сильно уплощенная в поперечном сечении. Трематоды эти являются паразитами только морских хозяев — селяхий. Для всех червей данного подсемейства характерно наличие фаринкса, семяприемника, многочисленных семенников и гроздевидных или ветвистых желточников. В свою очередь, наиболее древними представителями подсемейства *Anaporrhutinae* Looss, 1901 необходимо признать трематод рода *Probolitrema* Looss, 1902. У червей этого рода и семенники и желточники расположены кнаружи от кишечных ветвей, как и у турбеллярий Количество семенников до 35—40 с каждой стороны, и располагаются они большей частью по три группы слева и справа. Желточники преимущественно ветвистые. Дальнейшая эволюция выразилась в смещении желточников в пространство между кишечными ветвями, тогда как семенники остались попрежнему расположенными кнаружи от кишечных ветвей. Таковы представители рода *Petalodistomum* Johnston, 1913. Характерно при этом, что у некоторых видов петалодистом мелкие группы семенников слились в три крупных, а желточники у большинства видов приняли гроздевидный характер. Наконец, у последнего в этом эволюционном ряду рода *Anaporrhutum* Ofenheim, 1900 и желточники и семенники сместились таким образом, что оказались преимущественно расположенными над кишечными ветвями. В связи с описанным выше расположением семенников и желточников у анапоррутин можно сделать заключение, что от родоначальной формы проболитрем образовалось два новых рода трематод, более близких к изначальному, чем друг к другу. Однако при сопоставлении отдельных видов рода *Probolitrema* Looss, 1902, особенно подрода *Reduxotrema* Pigulevsky, с видом рода *Anaporrhutum* Ofenheim, 1900 невольно обращает на себя внимание ряд переходов, сближающих представителей обоих родов.

От подсемейства *Anaporrhutinae* Looss, 1901 отделились представители нового подсемейства *Plesiochorinae* Pigulevsky. У представителей этого подсемейства форма тела грушевидная или ланцетовидная, уплощенная

в дорзо-вентральном направлении. Трематоды эти являются паразитами преимущественно морских и частью пресноводных черепах. Фаринкс и семяприемник у этих трематод также имеются, но семенники не многочисленные, а парные. Трематоды этого подсемейства представляют специализированную боковую ветвь горгодерид, имеющую слабые связи с представителями остальных подсемейств. В морфологическом отношении они сильно разнятся от анапоррутин, с которыми имеют общее только в наличии фаринкса и семяприемника. Они сильно отличаются и от филлодистоматин, с которыми их роднит только диорхическая система, и очень мало общего имеют с горгодеринами. Все это заставляет рассматривать плезиохорин как боковую ветвь горгодерид, что, в свою очередь, и послужило поводом к выделению их в самостоятельное подсемейство. Дальнейший переход от анапоррутин к филлодистоматинам произошел в результате приспособления паразитов к пресноводным рыбам. Уже у паразитов скатов — некоторых петалодистом — в результате, повидимому, значительного приближения рыб к берегам и, может быть, продвижения к дельтам рек или по каким-либо другим причинам, наметились некоторые изменения в строении отдельных систем органов. В частности, сократилось количество семенников, но увеличился их размер. После перехода паразитов к пресноводным рыбам количество семенников у трематод уменьшилось до двух и редуцировался фаринкс. Форма тела паразита приобретает грушевидную конфигурацию, семенники и желточники располагаются между кишечными ветвями. Так возник род *Phyllochorus* Dayal, 1938, у которого от анапоррутин остался только один общий признак — семяприемник. Но у остальных родов подсемейства *Phyllodistomatinae* Pigulevsky не осталось и семяприемника. Однако некоторые сходные признаки у филлодистоматин и анапоррутин имеются и помимо семяприемника. Так, у родов *Dendrorchis* Travassos, 1926, *Xystretum* Linton, 1910 и *Phyllodistomum* Braun, 1899, подрода *Catoptroides* (Odhner, 1902) строение желточников гроздевидное или ветвистое, т. е. такое же, как у анапоррутин. Наоборот, у большого числа видов подрода *Phyllodistomum* Pigulevsky, *Microlecithus* (Ozaki, 1926) и отчасти *Vitellarinus* (Zmeev, 1936) рода *Phyllodistomum* Braun, 1899 желточники круглые или овальные. В связи с приведенными выше морфологическими особенностями роды *Dendrorchis* Travassos, 1926 и *Xystretum* Linton, 1910 необходимо признать более древними, нежели род *Phyllodistomum* Braun, 1899. Но этот последний, также включающий виды с признаками более древними, приближающими их к анапоррутинам, был разделен поэтому на несколько подродов. Из числа четырех подродов рода *Phyllodistomum* Braun, 1899 два подрода — *Catoptroides* (Odhner, 1902) и *Vitellarinus* (Zmeev, 1936) имеют гроздевидные или ветвистые желточники. Но последний подрод представлен видами с ланцетовидным, а не грушевидным телом, что, в известной мере, сближает их с горгодеринами. Еще более выражена вытянутая ланцетовидная форма тела у трематод подрода *Microlecithus* (Ozaki, 1926). Кроме того, две трети видов этого подрода являются паразитами амфибий, а не рыб. Представители подрода *Gorgoderina* (Looss, 1902) имеют несравненно больше общих черт строения с видами рода *Dendrorchis* Travassos, 1902 и меньше с видами рода *Xystretum* Linton 1910, а также с анапоррутинами. Необходимо также отметить, что трематоды подрода *Microlecithus* (Ozaki, 1926) имеют и черты различия с червями рода *Gorgoderina* Looss, 1902. У первых тело в поперечном сечении плоское, у вторых — в форме несколько сдавленного цилиндра. Наконец, горгодерины полностью перешли к паразитированию у амфибий. Переход к амфибиям

привел, в свою очередь, к дальнейшей эволюции паразитов и способствовал возникновению полиорхизма у горгодер. Эта черта строения горгодер, резко отличающая их от представителей подсемейства *Phyllodistomatinae* Pigulevsky, но и не приближающая к анапоррутинам, у которых семенники расположены кнаружи от кишечных ветвей, послужила поводом к выделению горгодер в самостоятельное подсемейство. Создавая эволюционную картину на основании только морфологических закономерностей, казалось бы, можно трактовать изменчивость паразитов по-разному. Так, например, можно допустить возникновение паразитизма горгодерид как у древнейших, так и у более молодых в филогенетическом отношении хозяев. Почему, например, не предположить, следуя взглядам Мак Ферлана (MacFerlan, 1923) о происхождении паразитов рыб, что первоначально горгодериды приспособились к паразитированию у пресноводных рыб, а затем уже перешли на морских (селяхии) и наземных (амфибии) обитателей? При подобной постановке вопроса за исходные формы горгодерид необходимо было бы принять паразитов пресноводных рыб — филлодистом. Пришлось бы считать такой исходной формой один из видов филлодистом, скажем, карповых, так как среди последних имеются как пресноводные, так и проходные рыбы; кроме того, они широко расселились по земному шару. Благодаря этому карповые как будто бы могли обеспечить переход паразитов к амфибиям и морским рыбам. Поскольку филлодистомы у карповых обнаружены только в Европе и Азии, расселение горгодерид в таком случае должно было итти или из Европы или из Азии в Северную и далее в Южную Америку. Другая ветвь горгодерид, перешедшая к паразитированию у амфибий, должна была бы продвигаться помимо Америки еще и в Австралию. И, наконец, где-то в восточной Азии произошел бы переход горгодерид от пресноводных к морским рыбам. Эволюция самих паразитов при этом выглядела бы следующим образом. От филлодистом, имеющих грушевидную форму тела и два семенника между кишечными ветвями, но не снабженных фарингсом и семяприемником, произошли бы, с одной стороны, горгодерины с цилиндрической, несколько уплощенной формой тела и горгодеры с такой же формой тела, но с девятью семенниками, а с другой — анапоррутины, снабженные фарингсом, семяприемником и многочисленными семенниками, расположенными кнаружи от кишечных ветвей. Переселение горгодерид при подобном положении должно было произойти как раз в обратном миграционному пути карповых рыб направлении. Но в нижнетретичном периоде возникшие в Северной Америке карповые рыбы переселились затем в восточную Азию, а не наоборот. Кроме того, расселение горгодерид с карповыми могло начаться из Евразии, если можно допустить подобное переселение, только в конце третичного периода, когда эти рыбы уже распространились по всему старому свету. Но в таком случае для расселения в остальных частях земного шара оставался только четвертичный период, что не обеспечивало миграционных возможностей карповых в некоторые из тех стран, где они теперь встречаются. Таким образом, горгодериды не могли расселяться из Евразии с помощью карповых. По тем же причинам не сыграли никакой роли в подобном расселении горгодерид лососевые, щуковые и сомовые рыбы. Наконец, трудно представить, чтобы изменчивость горгодерид была направлена вспять к тем формам трематод, которые сохранили черты более древних в филогенетическом отношении предков — турбеллярий. Как указывалось выше, эти черты турбеллярий сохранились только у анапоррутин, но отсутствуют у филлодистом. При построении же такой системы эволюции, когда дефинитивные хозяева горгодерид

должны были бы переселяться сами и переносить своих паразитов из пресных вод в море, неизбежно придется принять филлодистом за исходные формы. Но в таком случае исходные формы окажутся и самыми молодыми, а конечные — древними в филогенетическом отношении. Несостоятельность подобного взгляда поэтому заставляет отклонить первоначальную постановку вопроса о возникновении паразитирования горгодерид у пресноводных рыб. Второе возражение, которое может быть выдвинуто против указанного предположения,— это возможность возникновения отдельных подсемейств и родов этих трематод сразу в нескольких местах. При таком возникновении горгодерид, и эволюция отдельных подсемейств и родов может пойти своим собственным, независимым от других подсемейств и родов путем. В результате на разных участках земного шара у различных дефинитивных хозяев могли возникнуть самостоятельные и не связанные друг с другом роды горгодерид. Таким образом, должны были возникнуть у морских хозяев анапоррутины, у черепах — плезиохорины, у пресноводных рыб — филлодистоматины, у амфибий — горгодеры. Анапоррутины, адаптировавшиеся к селяхиям, расселились затем в морях главным образом южного полушария и проделали эволюцию от проболитрем к петалодистомам. Плезиохорины приспособились к паразитированию у черепах и расселились, повидимому, на большом протяжении от Средиземного моря до Новой Гвинеи. Филлодистомы, в соответствии с этой теорией самостоятельного возникновения, впервые адаптировались к пресноводным рыбам Европы или Азии и распространились далее по всему северному полушарию. Наконец, горгодеры и горгодерины также возникли в Европе и расселились в двух диаметрально противоположных направлениях: в Азию — с одной стороны и в Америку — с другой. Благодаря самостоятельному возникновению отдельных групп горгодерид, их эволюция также должна была бы итти независимо друг от друга. В результате могли возникнуть формы, настолько не схожие с остальными, что ни о каком общем признаке, свойственном всему семейству в целом, не могло бы быть и речи. Однако подобного явления в процессе эволюции горгодерид, повидимому, не было, так как все горгодериды без труда могут быть объединены в одно общее семейство. Если предположить и другую возможность — одинакового развития всех форм, возникших в разных местах, то в таком случае все горгодериды в силу общих условий развития сохранили бы и общность основных признаков, свойственных семейству. Но представить подобное одинаковое развитие представителей различных родов морских, пресноводных и наземных хозяев в различных странах мира и в разные геологические периоды совершенно невозможно. Поэтому и эта точка зрения о независимой друг от друга эволюции различных родов горгодерид также должна быть оставлена. В связи с этим единственно реальной необходимо признать ту точку зрения, согласно которой горгодериды эволюционировали в известной последовательности, начиная от более древних форм — проболитрем, приспособившихся к паразитированию у акул, до горгодер — у амфибий.

На основании некоторых черт сходства анапоррутин и турбеллярий, как указывалось и выше, можно представить, что предками анапоррутин были свободноживущие ресничные черви. Подтверждением этого же может служить до известной степени и некоторое сходство личиночных форм турбеллярий и горгодерид. Приспособившись к паразитированию у селяхий, анапоррутины затем перешли к пресноводным рыбам и, наконец, к амфибиям. Совершенно очевидно, что при переходе от паразитирования у поперечноротых к костистым рыбам и далее — к амфибиям,

горгодериды должны были претерпеть соответствующий процесс эволюции. Этот процесс проходил в разных направлениях, как было указано выше; но в частности обращает на себя внимание и то обстоятельство, что в количественном отношении ряд органов в процессе эволюции все время уменьшался. Процесс постепенного уменьшения числа гомологичных органов горгодерид, согласно правилу В. А. Догеля (1936), носит название олигомеризации. При этом олигомеризацией могут быть затронуты любые органы, и, в частности, у дигенетических трематод, каковыми являются горгодериды, чаще всего захватываются половые железы. В своей работе В. А. Догель (1936) указывает только на олигомеризацию семенников у горгодерид. Так, например, у анапоррутин максимально насчитывается до 90 семенников с обеих сторон, в среднем по 20—24 с каждой стороны. У *Probolitrema* (*Probolitrema*) *richiardii* (Lopez, 1888) количество семенников 36 с одной и 35 с другой стороны. У *Petalodistomum* (*Staphylorchis*) *largus* (Lühe, 1906) семенников меньше — 16 с одной и 14 с другой стороны. У *Petalodistomum* (*Petalodistomum*) *polycladum* Johnston, 1913 семенников еще меньше — всего 3 с одной и 2 с другой стороны. Наконец, у всех видов подсемейства *Phyllodistomatinae* Pigulevsky число семенников сокращено до двух — по одному с каждой стороны. При более же детальном исследовании всего семейства *Gorgoderidae* Looss, 1901 оказалось, что этому правилу подчиняются и желточники. Точно так же изменяются в количественном и качественном отношении и желточники в процессе эволюции горгодерид. У проболитрем желточники крупные, древовидно разветвленные. Количество боковых ветвей в правом и левом желточниках достигает 20—25. У петалодистом желточники большей частью гроздевидные, с количеством фолликулов в правом и левом до 14—16. У филлодистоматин желточники ветвистые или гроздевидные, с количеством боковых ветвей или фолликулов до 4—6, 8—12. У самых молодых трематод подрода *Phyllodistomum* Pigulevsky желточники цельнокрайные в количестве двух, по одному с каждой стороны. Правило олигомеризации гомологичных органов, введенное в науку В. А. Догелем (1936), позволяет судить об эволюционном изменении горгодерид. Принимая во внимание, «что в своем первичном состоянии очень многие органы закладываются во множественном числе (принцип множественной закладки органов), после чего эволюция данных органов и сопровождается их олигомеризацией» (В. А. Догель, 1936), необходимо признать анапоррутин с их многочисленными семенниками более древними, чем все остальные горгодериды. Как указывалось выше, правильность этой точки зрения подтверждается и другими данными. Последующее сокращение заложенных вначале многочисленных органов горгодерид сопровождается в процессе эволюции увеличением их размеров. Это уменьшение в числе известных органов с одновременным увеличением их размеров названо В. А. Догелем прогрессирующей олигомеризацией. И действительно, если просмотреть все виды горгодерид в их эволюционном порядке от более древних — анапоррутин до молодых — филлодистом, нетрудно убедиться, что уменьшающиеся в числе семенники увеличиваются в размерах. Так, например, у проболитрем до 20—30 и даже более семенников, но они небольших размеров; у *Petalodistomum* (*Staphylorchis*) *largus* (Lühe, 1906) их только три с одной, два с другой стороны, однако они значительно крупнее, чем у проболитрем; наконец, у филлодистом всего лишь два семенника, по одному с каждой стороны. Семенники у филлодистом большие. Совершенно иная картина наблюдается у горгодер — самых молодых в филогенетическом отношении трематод семейства *Gorgodera* Looss, 1901. Вместо того чтобы,

следуя правилу олигомеризации, горгодеры сохранили то же сокращенное до двух число семенников, они их, наоборот, увеличили до общего количества девяти — четырех с одной и пяти с другой стороны. Увеличение числа уже сокращенных в процессе филогенеза органов В. А. Догель (1936) именует полимеризацией и считает, что в отличие от олигомеризации, этот признак указывает на неспециализированность паразитов рода *Gorgodera* Looss, 1899. Что касается изменений, происшедших в процессе эволюции в пищеварительной и выделительной системах, то и в этом направлении у горгодерид наблюдается известная закономерность. Так, например, несколько выше была уже отмечена особенность в строении пищеварительного тракта у анапоррутин и филлодистоматин. У более древних горгодерид — анапоррутин кишечник извитой, нередко с хорошо развитыми боковыми дивертикулообразными выростами. Имеется фаринкс. У филлодистоматин и горгодерин кишечная трубка ровная, обычно без дивертикулообразных выростов или же с небольшими боковыми выпячиваниями кишечной стенки. Фаринкс отсутствует. Выделительная система также претерпела некоторые изменения в процессе эволюции. Экскреторный пузырь у большинства анапоррутин в виде буквы Y, тогда как у филлодистоматин и горгодерин он трубковидный, простой или слегка изогнутый и достаточно длинный. Количество пламеневидных клеток и характер их расположения у представителей различных подсемейств горгодерид несколько варьирует. Наконец, как отмечалось и ранее изменяется в процессе эволюции и форма тела паразита. У анапоррутин, паразитирующих в полости тела морских рыб — селяхий, форма тела яйцевидная. У филлодистоматин, паразитирующих в почках и мочеточниках пресноводных рыб, форма тела грушевидная. Наконец, у горгодерин и горгодер, являющихся паразитами мочевого пузыря амфибий, форма тела слегка сдавленная, цилиндрическая.

Поскольку морфологические изменения, описанные выше, легко группируются у различных видов и родов горгодерид в известном систематическом порядке, они отражают эволюционный характер этих изменений. Было бы трудно представить, что эти изменения в форме тела, строении пищеварительной, выделительной и половой систем случайны. Если бы эти изменения действительно носили случайный характер, то они никоим образом не были бы столь последовательны и не сопровождали бы горгодерид в их переселении из одной среды обитания в другую, от морских рыб к пресноводным и амфибиям, и не соответствовали бы историческому расселению паразитов на земном шаре. Вместе с тем приведенный выше гельминтогеографический анализ показал, что морфологические изменения возникли в процессе эволюции горгодер под влиянием определенных условий. Причины, способствующие возникновению новых признаков у горгодерид, несомненно, носили приспособительный характер. Горгодериды должны были приноравливаться к условиям изменяющейся среды и определенным образом реагировать на них. Основной задачей поэтому является вскрыть эти условия. Задача эта в некотором отношении определялась тем, что горгодериды совершили переход от морских хозяев к пресноводным и, далее, к наземным; вместе со своими хозяевами они проделали сложный путь расселения по всему земному шару и, наконец, в силу изменяющихся условий жизни самих хозяев должны были соответственно изменять и цикл своего развития. Общее направление эволюционного процесса, описанное выше, должно быть подтверждено поэтому анализом изменчивости отдельных, наиболее распространенных и, следовательно, лучше изученных видов. Располагая большим материалом сборов

горгодерид, наблюдений экологического характера и непосредственными экспериментальными исследованиями над отдельными видами, я смог проанализировать изменчивость видов, зависящую от ряда основных причин.

Изменчивость горгодерид, зависящая от географической отдаленности расселения

Большое количество изученных мной экземпляров одного или нескольких видов паразитов от одного или нескольких хозяев из разных, сильно удаленных друг от друга мест дает возможность определить те морфологические изменения, которые могли иметь место при далеком расселении горгодерид. Так у *Phyllodistomum* (*Vitellarinus*) *conostomum* (Olsson, 1876) сигов Ладожского озера, Северной Двины, Оби и Енисея оказались небольшие отличия в величине и расположении семенников и яичника. Семенники паразитов, найденных у сигов Ладожского озера и Енисея, вдвое превышали размеры яичника, тогда как у трематод, обнаруженных у сигов Северной Двины и Оби, они лишь незначительно превосходили размеры яичника. Яичник у трематод сигов Ладожского озера и Северной Двины находится ближе к желточникам, чем у экземпляров, добытых в Оби и Енисее. Эти изменения дают представление о нерезко выраженной изменчивости паразитов одного и того же вида у одного и того же рода хозяина. Если же взять другую группу паразитов, относящуюся к одному роду и разным, но близким друг к другу видам, то окажется, что в этом случае имеется хорошо выраженная изменчивость, которая в сущности и привела к обособлению видов. Так, например, *Phyllodistomum* (*Phyllodistomum*) *simile* Nybelin, 1926, паразит бычков и других рыб северной Европы и северной Азии, *Phyllodistomum* (*Phyllodistomum*) *megalorchis* Nybelin, 1926, паразит налима и других рыб северной Европы и северной Азии, *Phyllodistomum* (*Phyllodistomum*) *pseudaspii* Achmerow, 1941, паразит краснопера р. Амур и *Phyllodistomum* (*Catoptroides*) *stromi* Pigulevsky, паразит бычка Уссурийской области имеют некоторые сходные черты. Характерной общей чертой строения всех названных четырех видов является сильно расширенная в виде диска задняя часть тела, расположенная кзади от брюшной присоски. У всех видов, кроме одного, семенники крупные, глубоко-лопастные. Только у *Phyllodistomum* (*Phyllodistomum*) *pseudaspii* Achmerow, 1941 семенники у более молодых форм такие же крупные лопастные, как и у всех остальных трех видов; но у взрослого, половозрелого паразита они не велики. Желточники у всех видов, кроме одного, овальные, но у *Phyllodistomum* (*Catoptroides*) *stromi* Pigulevsky — гроздевидные. На основании гроздевидного строения желточников необходимо признать, что *Phyllodistomum* (*Catoptroides*) *stromi* Pigulevsky является более древним видом, чем три остальные. *Phyllodistomum* (*Phyllodistomum*) *megalorchis* Nybelin, 1926 и *Phyllodistomum* (*Phyllodistomum*) *simile* Nybelin, 1926, распространившиеся к западу от Дальнего Востока по северной Азии и Европе, претерпели значительные изменения. Здесь сказался переход паразитов от восточной Азии к северной Европе. Таким образом, те небольшие количественные изменения в морфологии паразита, которые, например, были приведены при рассмотрении *Phyllodistomum* (*Vitellarinus*) *conostomum* (Olsson, 1876), могут у некоторых видов привести к коренным качественным и, следовательно, к возникновению нового вида. Подобное тому, что было приведено в отношении *Phyllodistomum* (*Vitellarinus*) *conostomum* (Olsson, 1876), наблюдается и у некоторых других видов, например у *Gorgodera* (*Mediodera*) *pagen-*

stecheri Ssinitzin, 1905. Однако такие виды, как паразит щуки *Phyllodistomum* (*Phyllodistomum*) *folium* (Olfers, 1816) или паразит судаков *Phyllodistomum* (*Phyllodistomum*) *angulatum* Linstow, 1907, при переселении в другие, иногда весьма отдаленные районы изменяются не сильно. В связи со своеобразным распространением паразитофауны рыб и амфибий возникает вопрос о возможной изменчивости горгодерид, зависимой от зоогеографической зональности. Детальный анализ, проведенный В. А. Догелем (1947) относительно паразитов рыб, привел его к выводу, что более мелкое дробление зоогеографического районирования рыб, предложенное Л. С. Бергом, должно быть заменено всего четырьмя, но значительно более крупными «областями» расселения паразитов. «На основании этого,— пишет Догель,— мы, при современном состоянии наших паразитологических знаний, предпочитаем признавать в пределах СССР четыре большие «области» распространения паразитов пресноводных (и проходных) рыб. Это суть: северная область, отвечающая Невскому, Европейскому и Сибирскому округам зоогеографии рыб по Бергу; юго-западная область, объединяющая ихтиологические округа Черноморский, Каспийский и Аральский, а также нагорно-центральноазиатскую подобласть; Байкальская область и юго-восточная область, или Амурская» (Догель, 1947). Согласно зоогеографическому делению Догеля, такие виды, как *Phyllodistomum* (*Vitellarinus*) *conostomum* (Olsson, 1876), *Phyllodistomum* (*Phyllodistomum*) *megalorchis* Nybelin, 1926, должны быть отнесены к северной области, а *Phyllodistomum* (*Phyllodistomum*) *pseudaspii* Achmerow, 1941 и *Phyllodistomum* (*Catoptroides*) *stromi* Pigulevsky — к юго-восточной области. Наконец, *Phyllodistomum* (*Catoptroides*) *acceptum* Looss, 1901 — к юго-западной области. Это зональное распределение паразитов полностью согласуется с системой географического районирования, предложенной Догелем. Однако при изучении исторических путей расселения горгодерид, как показал вышеприведенный анализ, оказалось, что паразиты юго-восточной области имеют связи с трематодами как северной, так и юго-западной областей. Следовательно, современное зональное распределение паразитов явилось следствием постепенного обособления отдельных видов из родоначальных форм юго-восточной области, откуда они расселялись на северо- и юго-запад Азии и Европы. Это же обстоятельство говорит за то, что в результате географической отдаленности, при переходе из одной географической зоны в другую, создавались условия, способствующие изменчивости паразитов. Вместе с тем этому фактору изменчивости паразитов в зависимости от географической зональности несколько противоречат расселения *Phyllodistomum* (*Phyllodistomum*) *angulatum* Linstow, 1907 и *Phyllodistomum* (*Vitellarinus*) *elongatum* Nybelin, 1926. Оба вида не могут быть целиком отнесены ни к юго-западной, ни к северной областям, т. е. распространены в Каспийском и Невском округах (по Бергу). Это кажущееся противоречие в зоогеографическом районировании паразитов легко, однако, находит объяснение на основании принципа исторического расселения горгодерид. Как уже отмечалось ранее, оба вышеназванные вида начали свое расселение значительно позже остальных — в послеледниковое время. В результате недавнего расселения паразиты распространялись вместе со своими хозяевами по совершенно новым географическим районам, чем это имело место в доледниковое время. Поэтому эти данные подтверждают положение о четырех «областях» распространения паразитов. В связи с расселением горгодерид в различные геологические периоды, в сущности, намечается два основных передвижения паразитов: в широтном

и меридиональном направлениях. В доледниковое время паразиты расселялись в широтном направлении с востока Азии на запад Европы. За это говорит характер распространения ряда видов подрода *Catoptroides* (Odhner, 1902), подрода *Phyllodistomum* Pigulevsky и др. В послеледниковое время расселение паразитов из юго-западной области пошло в меридиональном направлении на север и северо-восток или северо-запад. Изменчивость паразитов при переселении в широтном направлении легче поддается изучению, так как, благодаря большей длительности времени, использованного при расселении, она дала и более резко выраженные признаки морфологических уклонений от исходных форм. Наоборот, изменчивость паразитов при переселении в меридиональном направлении имеет менее выраженные признаки, как более молодая. Однако рассмотренная выше изменчивость у нескольких видов филлодистом не исключает некоторых возражений. Первое и самое существенное возражение заключается в том, что многие из рассмотренных видов имеют по нескольку дефинитивных хозяев. Следовательно, изменчивость паразитов в этом случае могла происходить не только в результате географической отдаленности, но и в результате перемены среды обитания, т. е. хозяина. Действительно, у *Phyllodistomum* (*Phyllodistomum*) *conostomum* (Olsson, 1877) дефинитивных хозяев 19 видов, у *Phyllodistomum* (*Vitellatinus*) *elongatum* Nybelin, 1926—27 видов дефинитивных хозяев, у *Phyllodistomum* (*Phyllodistomum*) *angulatum* Linstow, 1907 — пять хозяев, у *Phyllodistomum* (*Phyllodistomum*) *megalorchis* Nybelin, 1926 — четыре хозяина, у *Phyllodistomum* (*Phyllodistomum*) *simile* Nybelin, 1926 — четыре хозяина. При таком обилии хозяев у одного и того же вида паразита как будто бы не исключалась возможность изменений при переходе от одного хозяина к другому. С другой стороны, у филлодистом, паразитирующих только у одного вида хозяина, как, например, *Phyllodistomum* (*Phyllodistomum*) *folium* (Olfers, 1816), изменчивость морфологических признаков в зависимости от географической отдаленности оказалась слабо выраженной. Выше были приведены данные об изменчивости *Phyllodistomum* (*Vitellarinus*) *conostomum* (Olsson, 1876), являющегося паразитом 19 видов дефинитивных хозяев, у которого изменчивость также была выражена не резко. При изучении изменчивости у ряда видов филлодистом, являющихся паразитами одновременно многих дефинитивных хозяев, оказалось, что большинство видов хозяев были распространены так же широко или даже значительно шире, чем встречающиеся у них виды паразитов. Вместе с тем во всем ареале вид дефинитивного хозяина оставался все тем же видом, и лишь в некоторых случаях отмечалась индивидуальная изменчивость под влиянием изменений внешней среды. Так, например, проходная кумжа, попав в пресные водоемы, из которых не могла выйти, образовывала карликовые формы — форелей. Форель же, попавшая в море, снова превращалась в проходную кумжу. Совершенно очевидно, что и изменчивость паразитов у тех видов дефинитивных хозяев, которые хотя и расселились широко, но не подверглись сами значительным изменениям, также не резко выражена. Примером тому могут служить *Phyllodistomum* (*Phyllodistomum*) *folium* (Olfers, 1816) — паразит щуки и *Phyllodistomum* (*Phyllodistomum*) *angulatum* Linstow, 1907 — паразит судака, также мало изменившиеся несмотря на географическую отдаленность, как и их дефинитивные хозяева. Все приведенные выше данные, таким образом, показывают, что изменчивость паразитов в результате географической отдаленности их расселения стоит в тесной связи с изменчивостью самих дефинитивных хозяев. Подобная изменчивость у специфичных

видов паразитов не велика: у паразитов, приспособившихся к нескольким дефинитивным хозяевам,— несколько бо́льшая, чем у специфичных видов. Наконец, у паразитов, приспособившихся к нескольким дефинитивным хозяевам и распространившимся далеко за пределы начального географического района, нередко с последующим переходом к другим дефинитивным хозяевам, уже более значительна. Несколько иное положение наблюдается у паразитов наземных хозяев — амфибий. Изменчивость паразитов амфибий в зависимости от географической отдаленности расселения может быть иллюстрирована следующими примерами. У озерной лягушки в восточной Европе обнаружен паразит *Gorgodera* (*Mediodera*) *pagenstecheri* Ssinitzin, 1905. У той же озерной лягушки юго-восточной Европы: Северного Кавказа, Нижнего Поволжья и поймы реки Сыр-Дарьи в Средней Азии этот вид сменяет *Gorgodera* (*Mediodera*) *asiatica* Pigulevsky, 1945; а еще южнее, ближе к Индии, в Таджикистане — новый вид *Gorgodera* (*Mediodera*) *media* Strom, 1940. Условия обитания озерной лягушки в различных участках Европы и Азии не одинаковы; кроме того, промежуточным хозяином для *Gorgodera* (*Mediodera*) *asiatica* Pigulevsky, 1945 является другой вид моллюска. Вследствие этого изменчивость у паразитов подрода *Mediodera* Pigulevsky в связи с географической отдаленностью расселения оказалась хорошо выраженной и послужила поводом к выделению их в самостоятельные виды. Вместе с тем на отдельных этапах расселения трематод подрода *Mediodera* Pigulevsky можно наблюдать ряд небольших морфологических изменений, как, например, у *Gorgodera* (*Mediodera*) *pagenstecheri* Ssinitzin, 1905, обнаруженных в окрестностях Киева и Астрахани, или у *Gorgodera* (*Mediodera*) *asiatica* Pigulevsky, 1945, найденных на Северном Кавказе и в Средней Азии. Точно так же хорошо выявлена изменчивость у *Gorgodera* (*Gorgodera*) *cygnoides* (Zeder, 1800) — паразита ранид в Европе и *Gorgodera* (*Gorgodera*) *cygnoides* var. *asiatica* (Skarbilovitsch, 1950) — паразита ранид в Средней Азии (Киргизия). Характерно, что виды рода *Gorgodera* Looss, 1899, являющиеся паразитами лягушек семейства *Ranidae*, рода *Rana* и подрода *Rana*, подверглись типичным изменениям в зависимости от географической отдаленности расселения. Эти изменения структуры, главным образом половой системы, отличались строгой последовательностью и были тесно связаны с определенными географическими районами. Благодаря этой последовательности в изменчивости горгодер, удалось объединить ряд видов в подроды и отметить географическую зональность их распространения. Так, виды подрода *Antodera* Pigulevsky были обнаружены только в Северной Америке; виды подрода *Gorgodera* Pigulevsky, *Mediodera* Pigulevsky и *Postodera* Pigulevsky — в Европе и Азии; виды подрода *Extremodera* Pigulevsky — в Австралии. Приведенные данные изменчивости горгодер в зависимости от географической отдаленности расселения могут вызвать лишь одно возражение. Поскольку горгодеры являются паразитами лягушек одного подрода, может быть, целесообразнее было бы соединить близкие виды паразитов и считать их только вариациями. Подобной точки зрения придерживаются некоторые исследователи. Такой же точки зрения вначале придерживался и я, однако, просмотрев большой материал по горгодерам, а также изучив этих паразитов в экологическом, биологическом и географическом отношениях, принужден был оставить эту точку зрения. При тщательном исследовании горгодер оказалось, что маритогония у каждого так называемого близкого вида проходила по-своему и достаточно хорошо отличалась одна от другой. На ранних этапах маритогонии близкие виды гораздо лучше отличались,

чем по взрослым половозрелым особям. Благодаря этим ранним стадиям маритогонии, удалось даже выяснить ранее запутанный вопрос о систематическом положении *Gorgodera* (*Gorgodera*) *cygnoides* (Zeder, 1800), *Gorgodera* (*Postodera*) *loossi* (Ssinitzin, 1905) Pigulevsky и уточнить биологию *Gorgodera* (*Mediodera*) *pagenstecheri* Ssinitzin, 1905. Далее выяснилось также, что у некоторых близких видов горгодер оказались разные виды промежуточных хозяев. Так, например, у *Gorgodera* (*Mediodera*) *pagenstecheri* Ssinitzin, 1905 промежуточными хозяевами являются моллюски рода *Sphaerium*: *Sphaerium corneum* и *Sphaerium drepanaudi*, а у *Gorgodera* (*Mediodera*) *asiatica* Pigulevsky, 1945, как мне удалось установить, таковыми оказались моллюски рода *Pisidium* и *Sphaerium*. Совершенно очевидно поэтому, что трудность определения вида не должна служить поводом к его уничтожению. «Определение вида животного,— справедливо указывает Павловский,— производится обычно по внешним отличительным признакам видового значения; но нередко такие внешние отличия недостаточны или вовсе отсутствуют у особей двух разных видов. Поэтому отыскивают другие видовые признаки, опираясь на особенности внутреннего строения животных или его развития» (акад. Павловский, 1952).

Влияние внешней среды на изменчивость паразитов

Как известно паразитами являются живые организмы, временно или длительно, в личиночной или взрослой стадии развития, либо и в той и в другой, использующие другие организмы в качестве среды обитания и источников питания и на всех стадиях своего жизненного цикла связанные с окружающей внешней средой. Таким образом, в вопросах изменчивости паразитов приходится учитывать все факторы меняющейся внешней среды в цикле развития паразита. Совершенно очевидно, что в процессе исторического расселения промежуточных и дефинитивных хозяев изменялись не только сами хозяева, но и их паразиты.

Однако это расселение шло неравномерно. Большинство промежуточных хозяев расселилось по земному шару значительно раньше дефинитивных. Также не исключена возможность, что в процессе приспособления предков горгодерид к паразитическому образу жизни, они сначала адаптировались к моллюскам, впоследствии ставшими их промежуточными хозяевами, а затем перешли к паразитированию у позвоночных, являющихся их дефинитивными хозяевами. Наконец, несомненно, что в силу эволюции и благодаря смене дефинитивных хозяев паразитам пришлось затем приспосабливаться к новым промежуточным хозяевам и к новым условиям развития их свободноживущих стадий. В связи с вышеизложенным необходимо рассмотреть прежде всего изменчивость взрослого паразита — мариты, в зависимости от изменений основной среды его обитания — дефинитивного хозяина. Подобная изменчивость может произойти в результате попадания паразита в нового хозяина. Новыми хозяевами могут оказаться разные виды одного и того же семейства. Такой характер изменчивости мне пришлось наблюдать у *Phyllodistomum* (*Phyllodistomum*) *dogieli* Pigulevsky. Эта трематода является паразитом 18 видов карповых рыб Европы и Азии. Изучая процесс маритогонии у данного вида паразита, полученного от плотвы, леща, жереха и головля, я смог отме-

тить, что таковая протекала по общему типу, изложенному мной при систематическом описании филлодистом. Но взрослые половозрелые паразиты от различных хозяев довольно заметно отличались друг от друга. Величина и форма тела у паразитов от различных хозяев сильно варьировали. Самые крупные экземпляры от головля почти вдвое превосходили мелкие особи от леща. У тех же экземпляров от головля задняя часть тела оказалась значительно шире, чем у паразитов от плотвы и леща. У всех паразитов от четырех хозяев размеры семенников, яичника, а также взаимоотношения размеров этих органов также были разные. Варьировали соотношения в размерах ротовой и брюшной присосок. Но неизменными оставались размеры яиц у всех указанных паразитов. Хозяева этих паразитов ведут разный образ жизни, в связи с чем и питание у них также различное, как, повидимому, и общий обмен. В силу этого *Phyllodistomum* (*Phyllodistomum*) *dogieli* Pigulevsky у различных дефинитивных хозяев естественно подвергался изменчивости. Но изменчивость эта была не настолько значительна, чтобы сформировался отдельный подвид или вид паразита. Совершенно иная картина наблюдалась у других видов паразитов карповых рыб: *Phyllodistomum* (*Vitellarinus*) *elongatum* Nybelin, 1926, *Phyllodistomum* (*Vitellarinus*) *markevitschi* Pigulevsky, *Phyllodistomum* (*Vitellarinus*) *orientale* Achmerow, 1941 и *Phyllodistomum* (*Microlecithus*) *baueri* Pigulevsky.

Эти виды были найдены в разных местах Европы и Азии: в Амуре, в Дунае, в Латвии и в Каспийском, а также Невском бассейнах. Каждый из вышеназванных четырех видов в морфологическом отношении хорошо отличим один от другого по ряду признаков. Так, например, у *Phyllodistomum* (*Vitellarinus*) *orientale* Achmerow, 1941 ротовая присоска значительно крупнее брюшной: семенники, желточники и яичник мелкие, по величине почти равны друг другу; передний семенник лежит на уровне яичника и удален кзади от желточников на такое же расстояние, как и яичник. Вид этот найден у карповых рыб р. Амура. У *Phyllodistomum* (*Vitellarinus*) *markevitschi* Pigulevsky ротовая присоска, так же как и у предыдущего вида, значительно превосходит брюшную; семенники, желточники и яичник крупные; передний семенник лежит далеко кзади от желточника, наискось и кзади от яичника. Вид этот найден у карповых рыб р. Дуная. У *Phyllodistomum* (*Microlecithus*) *baueri* Pigulevsky брюшная присоска значительно крупнее ротовой; семенники, желточники и яичник расположены сравнительно компактно; желточники цельнокрайные, яйцевидные. Вид этот найден у карповых рыб Латвии. У *Phyllodistomum* (*Vitellarinus*) *elongatum* Nybelin, 1926 ротовая и брюшная присоски почти равны друг другу; семенники, желточники и яичник расположены разреженно; желточники лопастные. Вид этот найден в Европе и Азии. Размеры яиц у всех четырех вышеназванных видов разные. Сравнивая ранние стадии маритогонии некоторых из этих видов, я смог убедиться, что разница между видами оказалась еще более значительной, чем у взрослых половозрелых особей. Все это вместе взятое заставляет предположить, что резкая изменчивость паразитов различных видов карповых явилась следствием не только перехода к новым видам дефинитивных хозяев, но и новым видам промежуточных хозяев. Заслуживает внимания в связи с этим изменчивость *Phyllodistomum* (*Catoptroides*) *acceptum* Looss, 1901 у различных видов одного рода и семейства дефинитивных хозяев. У различных особей этого вида трематод величина, форма и расположение семенников, яичника и желточников сильно варьируют. С целью изучения изменчивости паразитов в организме различных видов

дефинитивных хозяев, мной был поставлен опыт искусственного заражения метацеркариями *Gorgoderina* (*Gorgoderina*) *vitelliloba* (Olsson, 1876) лягушек *Rana ridibunda*, *Rana temporaria* и головастиков *Triton vulgaris*. Заражение производилось путем введения живых неокрашенных и окрашенных нейтральной красной краской церкариев и метацеркариев с помощью пипетки в пищеварительный тракт через рот животных, а также скармливанием подопытным животным зараженных метацеркариями личинок стрекоз. Часть подопытных животных погибла, возможно, от травмы пищеварительного тракта в процессе экспериментального заражения. Я не имел возможности вывести подопытных животных из яиц и поэтому воспользовался теми закрытыми водоемами, где лягушки оказались свободными от горгодерид. Опыт заражения лягушек метацеркариями горгодерин дал положительные результаты. Но заражение метацеркариями головастиков тритонов не привело ни к чему: животные не заражались. Совершенно обратные данные получились при введении подопытным животным церкариев. Лягушки не заражались церкариями, тогда как у головастиков тритонов церкарии инцистировались. Позже мне удалось таким же путем заразить церкариями горгодерин головастиков озерной лягушки в период перехода их к питанию животной пищей и получить инцистированных метацеркариев. Полученные экспериментальным путем метацеркарии у головастиков тритона скармливались затем озерной лягушке, у которой и развились горгодерины. Сравнение горгодерин, добытых от лягушек, заразившихся в естественных условиях в водоеме, полученных при скармливании лягушкам метацеркариев от личинок стрекоз и от головастиков тритона, а также головастиков лягушек, дали не одинаковые результаты. Горгодерины, полученные от лягушек, заразившихся в естественных условиях в водоемах, могли быть разделены на две группы, отличительным признаком которых являлось разное строение желточников. У одной группы трематод желточники цельнокрайные, неправильно-овальной формы, компактные; у другой — глубоколопастные. У горгодерин, полученных путем заражения лягушек метацеркариями от личинок стрекоз, желточники оказались лопастными; у горгодерин же, полученных от заражения лягушек метацеркариями от головастиков лягушек и тритонов, желточники оказались цельнокрайными. Повидимому, при переходе паразита к новым промежуточным или дефинитивным хозяевам паразит начинает изменяться. Влияние водного фактора на изменчивость паразитов в свободноживущей стадии развития может быть рассмотрена на мирацидиях. В этом отношении представляют интерес не столько морфологические изменения мирацидиев различных видов горгодерид, сколько отношение их к температурному фактору. Так, например, мирацидий *Phyllodistomum* (*Phyllodistomum*) *megalorchis* Nybelin, 1926, *Phyllodistomum* (*Vitellarinus*) *conostomum* (Olsson, 1876) и некоторых других видов наиболее активен при температуре воды, значительно более низкой, чем мирацидий *Phyllodistomum* (*Phyllodistomum*) *folium* (Olfers, 1816) или *Phyllodistomum* (*Phyllodistomum*) *dogieli* Pigulevsky, для которых необходимы более высокие температуры. Опыты, проделанные мной по изменению температурного режима для мирацидиев различных видов горгодерид, показали, что температура воды, стимулирующая активность одного из них, тормозит другого. Несомненно, паразит, перенесенный дефинитивным хозяином в неблагоприятные для жизни мирацидия условия, не может развиваться нормально. Если же эти условия окажутся при переселении паразита в новые районы такими, при которых мирацидий все-таки сможет выжить и затем попасть в промежуточного хозяина, он, несомненно, под-

вергнется некоторым изменениям. Эти изменения со временем, возможно, будут распространяться и на мариту.

Наконец, влияние промежуточного хозяина на изменчивость паразита, разумеется, также имеет место. В основном первым промежуточным хозяином для горгодерид являются моллюски семейства *Sphaeriidae*. Вторыми же промежуточными хозяевами могут быть личинки различных членистоногих и головастики амфибий. Проделывая спорогонию в теле определенного вида промежуточного хозяина, паразит адаптируется к условиям обмена у этого хозяина. При перемене же обычного вида промежуточного хозяина на новый, паразит приспосабливается к изменившимся условиям существования и изменяется сам. Так, например, в связи с донным образом жизни первых промежуточных хозяев — сферид, сравнительно глубоко зарывающихся в ил, мирацидий в процессе эволюции также перешел к плаванию по дну водоема. А в силу того, что при таком образе жизни моллюска мирацидию все-таки было очень трудно отыскивать и активно внедряться в тело своего промежуточного хозяина, он утратил эту способность. Как показали мои наблюдения, мирацидии попадают в тело моллюска пассивно, проникая вместе с засасываемой сферидами водой в жаберную полость. Точно так же и выходящие из моллюска церкарии приспосабливались к условиям существования, постепенно изменяя форму тела и движения хвоста, что привлекало к ним внимание вторых промежуточных хозяев — личинок членистоногих. Влияли ли все эти изменения в период спорогонии паразита на изменчивость самой мариты? На это можно ответить утвердительно. Совершенно очевидно, что изменчивость хотя бы одного из звеньев в общей цепи развития паразита являлась стимулом к формированию новых приспособительных признаков на всех или некоторых стадиях развития эмбриогонии, спорогонии или маритогонии. Они должны были перестраиваться таким образом, чтобы выравнять где-либо нарушенный обычный ход развития. Таким образом, внешняя среда оказывала воздействие непосредственно на все свободноживущие стадии развития паразита. Эта же среда оказывала опосредованное воздействие на паразита через его хозяев. На всем семействе *Gorgoderidae* Looss, 1901 в целом и отдельных родах и видах нетрудно проследить влияние воздействия внешней среды на изменчивость паразитов. Приспособившись вначале к морским дефинитивным и промежуточным хозяевам, горгодериды перешли затем к тем морским обитателям, которые уже частично начали переселение в пресные воды. Вместе с этими рыбами переселились в пресные воды и горгодериды. При этом переселении произошло не только изменение химизма самой внешней среды, т. е. замена соленых водоемов пресными, но частично изменился и температурный фактор, так как из прибрежных зон тропических морей с их теплой температурой воды хозяева и паразиты передвигались все далее и далее на север, в более холодные пресноводные бассейны. Кроме того, в связи с переходом в пресные воды паразиты для своего развития принуждены были адаптироваться к пресноводным моллюскам — новым для них промежуточным хозяевам. Таким образом, паразиты морских хозяев селяхий анапоррутины откладывали яйца, из которых выходили мирацидии, плававшие в теплой морской воде и затем внедрявшиеся в морских моллюсков, в свою очередь, служащих пищей для селяхий. После же перехода в пресные воды анапоррутины принуждены были сильно измениться и приспособиться к новым условиям существования, что привело к формированию трематод нового подсемейства — филлодистоматин. Мирацидии этих последних принуждены были плавать в более северной

холодной пресной воде и отыскивать новых промежуточных хозяев — пресноводных двустворчатых моллюсков. Поскольку значительная часть пресноводных хозяев филлодистом не питалась моллюсками, паразиты должны были в конце спорогонии активно или пассивно покидать тело промежуточного хозяина и снова выходить во внешнюю среду — воду для встречи с дефинитивным хозяином. Совершенно очевидно, что подобные новые факторы в истории развития филлодистом вызвали ряд адаптивных изменений, резко отличающих их от предков — анапоррутин. Наконец, в связи с переходом водных позвоночных на сушу снова произошли крупные изменения в цикле развития горгодерид. Часть своей жизни паразит проводил у хозяина, который либо мигрировал на сушу, подобно травяной лягушке, либо находился в состоянии анабиоза и не питался. В связи с этим паразиту пришлось приспособить свой цикл развития к жизненным циклам дефинитивного хозяина. При этом мирацидий паразита попрежнему плавал в пресных водоемах и попрежнему проникал для спорогонии в тело пресноводных моллюсков — сферииД. Но выход церкария из моллюска после спорогонии отнюдь не обеспечивал возможность попадания к дефинитивному хозяину. Поэтому церкарию пришлось адаптироваться еще к одному новому хозяину — личинкам членистоногих, являющихся объектом питания лягушек. Так возник в цикле развития горгодерид второй промежуточный хозяин. Вместе с тем все эти факторы воздействия внешней среды на паразита вызвали его дальнейшую эволюцию и способствовали возникновению червей новых родов *Gorgodera* Looss, 1899, *Gorgoderina* Looss, 1902. При этом последние изменились настолько резко, что возникла прямая необходимость в выделении их в особое подсемейство *Gorgoderinae* Looss, 1901. В процессе этой изменчивости основную роль играла миграция хозяев и паразитов в новые географические районы. И, как это видно из ранее приведенных данных, движущим фактором исторической миграции хозяев являлась, в свою очередь, изменчивость окружающей среды, изменение суши и морей в различные геологические периоды. Однако на отдельных этапах этого миграционного пути хозяев горгодерид, несомненно, имели место и другие, чисто местные и более мелкие, может быть, факторы, которые также сыграли роль в эволюции трематод. Таковы, например, изолированность некоторых водоемов, влияние человека на природу и т. п. Таким образом, широко распространенный взгляд, что внешней средой для паразита является в основном организм его дефинитивного хозяина, грубо ошибочен.

Эволюция циклов развития горгодерид

Анализируя вопрос о филогенетических взаимосвязях дигенетических трематод с моногенетическими, обращает на себя внимание один из представителей *Monogenea* — *Gyrodactylus elegans* (Nordmann, 1832), развитие которого, как и всех прочих моногенетических трематод, происходит без участия промежуточного хозяина.

В теле мариты этого паразита формируется яйцо, в котором развивается личинка. Внутри же этой личинки, видимо, из остаточных зародышевых шаров, образуется вторая личинка. На этой стадии развития личинка покидает материнский организм и выходит во внешнюю среду. Во внешней среде в личинке второй генерации развивается личинка третьей, а в этой последней — четвертой генерации, которая уже оказывается способной к инвазии своего хозяина. Это своеобразное развитие эктопара-

зитических моногенетических трематод в некотором отношении напоминает процесс партеногении у дигенетических трематод. Разница заключается лишь в том, что, по мнению Фурмана (Fuhrmann, 1928), развитие гиродактилид происходит путем, подобным педогенезу, а развитие горгодерид в теле моллюска осуществляется, безусловно, партеногенетически. Можно допустить с известной долей вероятности, что случайно попавшие в моллюска личиночные стадии гиродактилид, подобно тому как проникали и мирацидии горгодерид в жаберную полость моллюска, заканчивали здесь педогенетический процесс развития и затем выходили наружу. Со временем, однако, этот процесс развития личинок моногенетических трематод мог и закрепиться в моллюске. Если сравнить развитие этих гиродактилид с партеногонией горгодерид, то окажется, что и в этом случае развитие происходит также с четырьмя поколениями личинок. Первое поколение— мирацидий, второе — материнская спороциста, третье — дочерняя спороциста, четвертое — церкарий. Только в самом конце эволюционного процесса развития у горгодерин и горгодер прибавилось еще и пятое поколение — метацеркарий. Самый процесс адаптации горгодерид к селяхиям, как указывалось и выше, должен был происходить в прибрежной зоне у тех акул и скатов, которые питались моллюсками. К этому времени личиночные стадии моногенетической трематоды рыб типа *Gyrodactylus elegans* успели уже приспособиться к развитию в моллюске. Закончившие развитие в моллюске личинки моногенетических трематод попадали затем в пищеварительный тракт селяхий, поедавших зараженных моллюсков. Таким путем они смогли приспособиться к паразитированию в кишечнике и полости тела акул и скатов и положить начало дигенетическим трематодам, а затем и новому семейству червей — горгодерид. В связи с этим изменился и жизненный цикл моногенетических трематод. Марита жила в кишечнике или полости тела селяхий, а личиночные стадии ее развивались в промежуточном хозяине — моллюске. Возникшие таким путем полостные паразиты превратились в дигенетических трематод. Яйца этих дигенетических трематод, содержащие готовую личинку — мирацидий, выбрасывались из тела селяхий в воду. Здесь из яйца выходил мирацидий, который затем все так же пассивно, как и его предки, попадал в жаберную полость моллюска. В этом последнем теперь развивались материнская и дочерняя спороцисты, а в последней — церкарии. Совершенно очевидно, что в результате изменчивости мариты после перехода моногенетических трематод к паразитированию в кишечнике или полости тела рыб, должны были произойти значительные изменения и в развитии личиночных стадий червя в теле промежуточного хозяина. Вместо личинок второй, третьей и четвертой генераций развивались соответственно материнская, дочерняя спороцисты и церкарии. Этот же общий план цикла развития первых дигенетических трематод должен был сохраниться и у горгодерид, даже после перехода от селяхий к пресноводным рыбам. И действительно, у этих последних цикл развития горгодерид происходит по той же схеме. Однако и в этом случае изменчивость мариты у пресноводных рыб вызвала изменения в некоторых деталях развития стадий, паразитирующих у промежуточных хозяев — моллюсков. Поскольку значительная часть пресноводных дефинитивных хозяев горгодерид не питалась моллюсками, возможность попадания в их пищеварительный тракт церкариев вместе с промежуточными хозяевами отпадала. По всей видимости, только с гибелью моллюска представлялась возможность дочерним спороцистам вместе с заключенными в них церкариями всплывать на поверхность воды. Здесь крупные слабоподвижные спороцисты

проглатывались различными видами рыб, среди которых, несомненно, могли оказаться и дефинитивные хозяева горгодерид. В результате в эволюции циклов развития горгодерид возникло новое явление — выход дочерней спороцисты, заполненной зрелыми церкариями, из моллюска во внешнюю среду — воду. Дополнительными приспособительными факторами в измененном в процессе эволюции цикле развития в данном случае являлось сильное развитие стенки дочерней спороцисты и обильное отложение в ней жира. Вследствие этого спороциста принимала червеобразную форму и производила движения, привлекающие рыб, и тем самым заражая последних горгодеридами. И хотя в создавшихся новых условиях заражения моллюск в значительной мере утратил свое значение, как продукт питания рыб, а следовательно, утратился и фактор прямого попадания церкариев от промежуточного к дефинитивному хозяину, моллюски сохранились в процессе развития горгодерид как промежуточные хозяева. Длительное, на протяжении нескольких геологических периодов, использование моллюска в качестве промежуточного хозяина привело к закреплению этого филогенетически установившегося фактора как у горгодерид, так и у всех остальных дигенетических трематод. Еще бóльшая изменчивость в конечных этапах цикла развития трематод наблюдалась при переходе горгодерид к паразитированию от рыб к амфибиям. Если среди пресноводных рыб и имелось некоторое количество видов, питающихся моллюсками, то среди амфибий их вовсе не было. Вместе с тем основную пищу амфибий составляли различные членистоногие в личиночном и имагинальном состоянии как на суше, так и на воде. Поэтому шансов для попадания церкариев к амфибиям оказывалось слишком мало. В связи с этим цикл развития горгодерид еще больше усложнился. Для успешного попадания церкария в окончательного хозяина потребовались еще новые, добавочные хозяева, являющиеся объектом питания амфибий. К таковым принадлежали личинки некоторых стрекоз и головастики лягушек. В полости тела этих хозяев церкарий инцистировался. В цисте происходило формирование новой для цикла развития горгодерид стадии — метацеркария. Но для того, чтобы проникнуть в тело второго промежуточного хозяина, церкарий должен был выйти из спороцисты во внешнюю среду — воду. Этим, однако, не ограничивалось изменение цикла развития горгодерид. Вышедший в воду церкарий, благодаря своей малой величине и слабой подвижности, не мог привлечь внимание вторых промежуточных хозяев. Вследствие этого изменчивость церкариев была направлена на увеличение размеров за счет хвоста и усиления его подвижности. Таким путем возникли длиннохвостые церкарии, видимые невооруженным глазом и, естественно, поэтому привлекающие внимание личинок членистоногих и головастиков. Непосредственные наблюдения, однако, показали, что эти приспособительные факторы, возникшие в процессе эволюции, имели и отрицательное значение, так как привлекали внимание к церкариям не только вторых промежуточных хозяев, но и других хищных личинок членистоногих, которые, в буквальном смысле слова, уничтожали их. Несомненно, что в связи с этим огромная гибель церкариев должна была вызвать увеличение продукции яиц у мариты. Рассматривая частный вопрос об изменчивости циклов развития горгодерид, необходимо подчеркнуть, что она касалась главным образом двух последних личиночных генераций — дочерней спороцисты и церкария. И только у самых молодых в филогенетическом отношении трематод амфибий возникла еще новая генерация — метацеркарий. Приведенные в этой работе схемы эволюции циклов развития горгодерид дают ясное

152

152. Схема вероятного цикла развития анапоррутин — паразитов селяхий (по Пигулевскому, 1953).

представление о трех основных направлениях у горгодерид. У трематод подсемейства *Anaporrhutinae* Looss, 1901 вероятный цикл развития происходил по следующей схеме:

марита в дефинитивном хозяине; откладка яйца во внешнюю среду — воду; выход мирацидия из яйца; внедрение мирацидия в промежуточного хозяина — моллюска; развитие в моллюске материнской спороцисты; развитие дочерней спороцисты; развитие церкариев в дочерней спороцисте; заражение дефинитивного хозяина церкариями путем проглатывания зараженного спороцистами горгодерид моллюска; маритогония в теле дефинитивного хозяина; откладка яиц маритой.

У трематод подсемейства *Phyllodistomatinae* Pigulevsky цикл развития горгодерид, повидимому, происходил по следующей схеме:

марита в дефинитивном хозяине; откладка паразитом яйца во внешнюю среду — воду; выход мирацидия из яйца; внедрение мирацидия в промежуточного хозяина — моллюска; развитие в моллюске материнской спороцисты; формирование в материнской дочерних спороцист; развитие в дочерних спороцистах церкариев; выход дочерней спороцисты во внешнюю среду — воду; проглатывание дочерней спороцисты дефинитивным хозяином; маритогония в теле дефинитивного хозяина; откладка яиц маритой.

У трематод подсемейства *Gorgoderinae* Looss, 1901 цикл развития горгодерид происходил, повидимому, по следующей схеме:

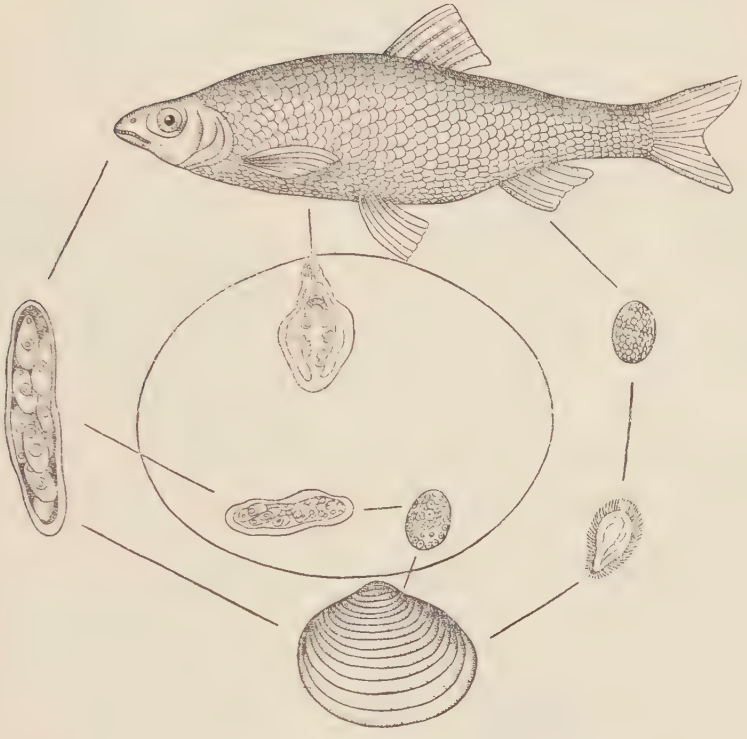
марита в дефинитивном хозяине; откладка маритой яиц во внешнюю среду — воду; выход мирацидия из яйца; внедрение мирацидия в первого промежуточного хозяина — моллюска; развитие в моллюске материнской спороцисты; развитие в материнской спороцисте дочерних спороцист; формирование в дочерних спороцистах церкариев; выход церкариев во внешнюю среду — воду; заглатывание церкария вторым промежуточным хозяином — личинкой стрекозы или головастиком лягушки; развитие во втором промежуточном хозяине метацеркария; проглатывание второго промежуточного хозяина, зараженного метацеркариями, дефинитивным хозяином; маритогония в теле дефинитивного хозяина; откладка яиц маритой.

Этот последний, «усложненный» цикл развития частично наметился еще у трематод подсемейства *Phyllodistomatinae* Pigulevsky, паразитирующих у пресноводных рыб и амфибий. Точно так же и первый «упрощенный» цикл, свойственный анапоррутинам, еще сохранился у тех немногих видов филлодистоматин, дефинитивные хозяева которых продолжали питаться главным образом моллюсками. Наконец, в исключительных случаях, как это отмечалось и выше, у некоторых филлодистом имел место прогенез. Однако уклонения в ту или иную сторону по пути упрощения или усложнения цикла развития не изменяли общего направления эволюции этих циклов развития для каждого подсемейства горгодерид, характерные типы развития которых были описаны выше.

Эволюция церкариев горгодерид

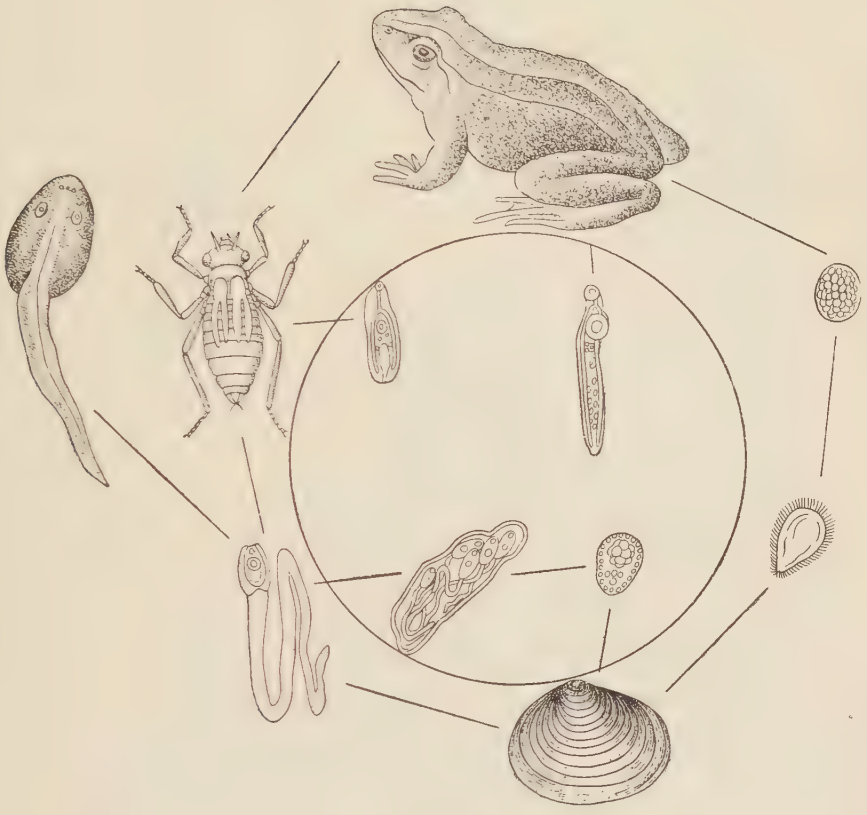
Усложнение циклов развития горгодерид в связи с общим направлением эволюции представителей данного семейства особенно резко сказалась на последних этапах партеногонии. Дочерние спороцисты у тех видов трематод, которые являлись паразитами пресноводных рыб, не

питающихся моллюсками, покидали промежуточного хозяина и могли встретиться с дефинитивным. В их стенках, как правило, откладывалось много жира. Наоборот, спороцисты горгодерид амфибий для облегчения выхода церкариев имели тонкие стенки. У наиболее древних горгодерид — анапоррутин вероятный цикл развития сводился к откладке яйца, выходу из яйца мирацидия, проникновению мирацидия в промежуточного хозяина моллюска, формированию спороцисты в теле моллюска, а в дочерних спороцистах — церкария. Поскольку заражение анапоррутинами селяхий происходило путем проглатывания дефинитивными хозяином моллюска со спороцистами, не было необходимости в свободно плавающих церкариях. Вследствие этого церкарии анапоррутин не должны были иметь хвоста. После перехода анапоррутин к паразитированию у пресноводных рыб первоначально сохранился тот же тип развития, который имел место и у трематод селяхий. Действительно, у пресноводных рыб, питающихся моллюсками, церкарий попадал вместе с проглатываемым дефинитивным хозяином — моллюском. В этом случае у церкария также почти полностью отсутствовал хвост, как и у его предков — церкариев анапоррутин. Однако у тех рыб, которые перестали питаться моллюсками, уже появляется небольшой хвост. Этот хвост, впрочем, еще настолько мал, что его значение для передвижения церкария весьма незначительно. Извлеченные из дочерней спороцисты, такие церкарии ползают по дну аквариума, как и марита, изъятая из тканей хозяина. У тех же пресноводных рыб и, особенно, амфибий, которые совершенно не питались моллюсками, церкарии горгодерид сформировали хвост с камерой, в которой помещалось тело церкария. Хвост у этих церкариев еще не отличался большой длиной. Такие церкарии, попадая в воду, энергично двигали хвостом и благодаря этому способны были плавать. Их плавательные движения несколько напоминали головастиков лягушек или личинок некоторых видов комаров. Благодаря более крупным размерам, чем бесхвостые церкарии, и энергичным движениям эти «среднехвостые» церкарии привлекали внимание тех водных животных, которые питались личинками мелких членистоногих и червями. Подобное обстоятельство естественно привело к тому, что эти церкарии попадали не к дефинитивным хозяевам, а к совершенно новым, являющимся для них вторыми промежуточными хозяевами. В этих хозяевах — церкарии инцистировались и формировали новую личиночную стадию — метацеркария. Усложнившийся таким образом цикл развития горгодерид привел к формированию более зрелых личиночных стадий, у которых уже в значительной степени подвинулось развитие половой системы. Несомненно, это имело значительные преимущества перед упрощенным циклом развития, где к дефинитивному хозяину попадала еще несовершенная личинка со слабо дифференцированной половой системой. Вместе с тем усложнение цикла развития и введение новых промежуточных хозяев создавало большую опасность для свободно плавающих личиночных стадий — церкариев, слишком часто оказывавшихся жертвами нападений хищников, которые их уничтожали. Поэтому, помимо повышения продукции яиц и увеличения числа личиночных особей, возникала необходимость такой изменчивости церкариев, которая обеспечила бы, по возможности, верное попадание во второго промежуточного хозяина. У горгодер эта изменчивость церкариев была разрешена за счет чрезвычайно сильного удлинения хвоста и прикрепления церкария к субстрату. Присасываясь к субстрату и раскачивая хвостом, церкарий подражал таким образом некоторым личинкам насекомых. Подобное строение и поведение церкария уже в большей мере обеспечивало его попадание



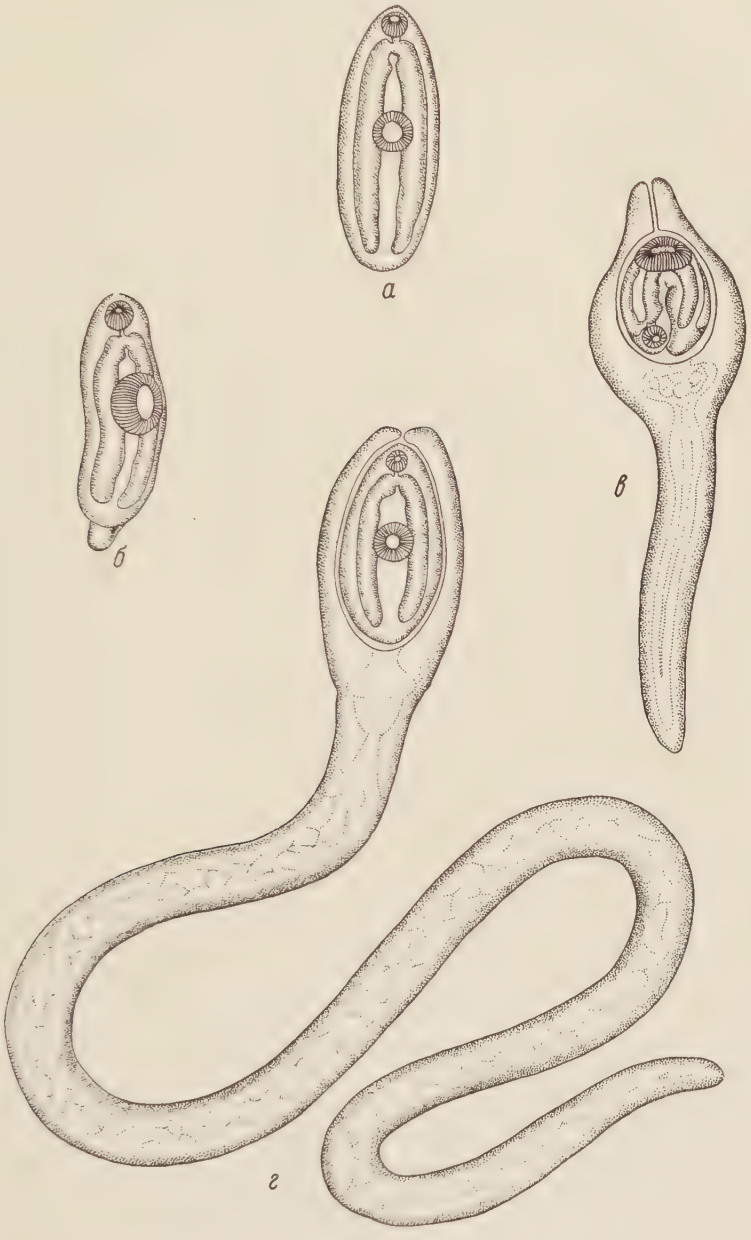
153

153. Схема цикла развития филлодистом — паразитов костистых рыб (по Пигулевскому, 1953)



154

154. Схема цикла развития горгодер — паразитов бесхвостых амфибий (по Пигулевскому, 1953)



155

155. Эволюция церкариев горгодерид (по Пигулевскому, 1953)

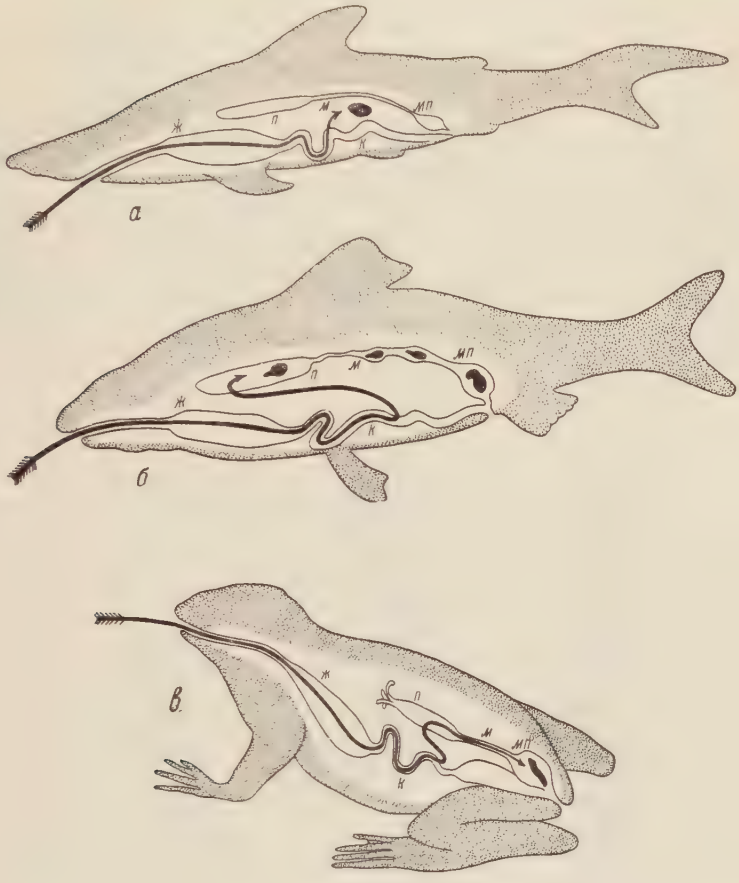
а — бесхвостый церкарий анапорругин; *б* — короткохвостый церкарий филлодистоматин; *в* — среднехвостый церкарий горгодерин; *г* — длиннохвостый церкарий горгодер

в нужных вторых промежуточных хозяев. Таким образом, на протяжении длительного времени в несколько геологических периодов у горгодерид произошли значительные изменения в циклах развития, особенно на последних этапах его.

Изменения миграционных путей паразита в теле дефинитивных хозяев и влияние их на процесс эволюции горгодерид

У наиболее древних горгодерид — подсемейства *Anaporrhutinae* церкарии проникали в дефинитивного хозяина вместе с моллюсками, составляющими пищу селяхий. Проникнув в пищеварительный тракт дефинитивного хозяина, освободившиеся от спороцисты церкарии внедрялись в стенку кишечника и проникали затем в полость тела селяхий, где и заканчивали свой жизненный цикл. Из полости тела отложенные паразитом яйца выводились мочевыми путями хозяина. Это обстоятельство, вероятно, определило и дальнейшие изменения локализации паразита в теле дефинитивного хозяина. Поскольку у многих селяхий, дефинитивных хозяев горгодерид, еще функционировали нефростомы, выведение отложенных яиц во внешнюю среду для паразита было обеспечено. Но после перехода горгодерид от селяхий к костистым рыбам эта возможность выведения яиц наружу совершенно отпала. Поэтому, если бы паразиты костистых рыб, снабженных почкой, лишенной нефростомов, продолжали попрежнему паразитировать в полости тела, они были бы обречены на вымирание, так как их яйца не могли быть выведены наружу из полости тела хозяина. В результате этого после перехода горгодерид от селяхий к пресноводным рыбам, должен был значительно измениться и процесс миграции паразита в теле дефинитивного хозяина. Попадая в виде церкария вместе с пищей в кишечный тракт дефинитивного хозяина, паразит, повидимому, проникал через стенку пищеварительного тракта, проходил без задержки место обитания своих предков — полость тела рыбы и проникал затем в почки. Из почки яйца паразита сравнительно легко выводились наружу по мочевым путям рыб. Некоторые из моих наблюдений показали, что паразит в период кладки яиц (как например, у *Ph.* (*Ph.*) *dogieli* Pigulevsky) спускался по мочевым путям рыб в мочеточники или даже в мочевой пузырь. Поскольку такая миграция имела место, то вполне естественно, что при дальнейшей эволюции паразиты избирали местами своего обитания последовательно сначала мочеточники, а затем и мочевой пузырь. Наконец, при переходе к паразитированию от пресноводных рыб к амфибиям, горгодериды всегда локализовались в мочевом пузыре. Миграционный же путь их оставался в пределах все той же старой схемы. Попавшие вместе с пищей в кишечный тракт дефинитивного хозяина метацеркарии проникали в брюшную полость амфибий, затем мигрировали в почки и, наконец, спускались по мочевым путям хозяина в мочевой пузырь. Таким образом, изменения в миграционном процессе горгодерид у селяхий, костистых рыб и амфибий целиком зависели от перемены хозяев. Это определяло и миграционные пути паразитов, удлиняя и усложняя их все в большей степени. Вместе с тем изменения в миграционном пути и локализации паразита в теле дефинитивного хозяина не могли не повлиять на самих горгодерид. Должны были произойти коренные изменения в биологии и морфологии паразитов. Не останавливаясь подробно на изменениях морфологических признаков, описанных несколько раньше, необходимо отметить, что при поселении в полости тела морских хозяев— селяхий горгодериды находились совсем в иных условиях, чем паразиты

пресноводных рыб. Более или менее свободно передвигаясь или переплывая, может быть, с места на место в полостной жидкости, горгодериды имели и соответственную форму тела. Их форма тела была широкая, овальная, уплощенная в дорзо-вентральном направлении. Переменив же место обитания после перехода к пресноводным рыбам, горгодериды для своего передвижения в узком пространстве, локализуясь в почках, вынуждены были сильно вытягивать переднюю часть тела. Это обстоятельство привело к изменению овальной формы тела в грушевидную. Наконец, продвигаясь по тесным протокам мочеточника к мочевому пузырю, они приобрели ланцетовидную форму. У амфибий с их более тонкими мочевыми трубками горгодериды еще сильнее изменили свою форму тела. Эта форма стала сильно вытянутой. Нет никакого сомнения в том, что изменчивость внешних признаков, а именно формы тела, явилась результатом эволюции горгодерид. Если бы это было не так, то не было бы соответствующей закономерности в распределении данных признаков у трех вышеприведенных эволюционных групп, отвечающих особенностям трех основных подсемейств горгодерид. Вместо выраженного постоянства формы тела трематод у представителей различных подсемейств горгодерид анапоррутины имели бы также и цилиндрическую форму, горгодерины широкоовальную или наоборот. Но подобного явления у названных горгодерид не отмечено. Далее, изменчивость отдельных систем органов горгодерид, как, например, половой, пищеварительной и выделительной, также, несомненно, связана с эволюцией циклов развития и миграции паразита в теле дефинитивного хозяина. Несомненно, однако, что миграция паразита играла в этом вопросе скорее опосредованную, чем непосредственную, роль. Изменение же в цикле развития, безусловно, вызывало прямое воздействие на мариту. Так, например, заражение дефинитивного хозяина церкариями горгодерид не путем поедания моллюска, а в результате проглатывания свободно плавающей спороцисты, как это указывалось и выше, привело к повышению продукции яиц маритой. Следовательно, должны были произойти изменения в структуре половых желез. Все эти факторы возникли благодаря переходу горгодерид к тем пресноводным рыбам, которые не питаются моллюсками. В результате перехода горгодерид от селяхий к костистым рыбам совершенно изменялись условия выведения из организма дефинитивного хозяина отложенных паразитом яиц. В связи с этим произошло изменение в процессе миграции трематод при проникновении в дефинитивного хозяина. Проникновение же горгодерид в новый орган вызвало изменение формы тела паразита. Весьма показателен также характер изменчивости половой системы у горгодерид. Несколько выше, в разделе «Изменчивость морфологических признаков», было показано, что у горгодерид селяхий имелось большое количество мелких семенников; у трематод пресноводных рыб количество семенников было сокращено до двух, но размеры их оказались несколько крупнее, чем у горгодерид селяхий, и, наконец, у горгодер лягушек число семенников снова возросло. Уменьшение количества семенников с одновременным увеличением их размеров связано с постепенным уменьшением в процессе изменения размеров тела паразита. Все это, в свою очередь, связано с теми перемещениями в новые органы дефинитивных хозяев, которые происходили в процессе эволюции горгодерид. Усложнение цикла развития паразитов амфибий, как известно, привело к возникновению дополнительной личиночной стадии — метацеркария. В метацеркарии, наряду с формированием других органов, формируется и половая система трематод. В то время как у церкариев горгодер и горгодерин



156. Эволюция миграционных путей горгодерид в теле дефинитивных хозяев (по Пигулевскому, 1953)

а — миграция анапоррутин в теле селяхий; *б* — миграция филлодистоматин в теле костистых рыб; *в* — миграция горгодер и горгодерин в теле амфибий

157

157. Эволюция трематод семейства *Gorgoderidae* (по Пигулевскому, 1953)

а — *Anaporrhutinae*; *б* — *Phyllochorus*; *в* — *Phyllodistomum* (подрод *Phyllodistomum*); *г* — *Phyllodistomum* (подрод *Microlecithus*); *д* — *Gorgoderina*; *е* — *Gorgodera*

закладываются только зачатковые семенники в виде группы клеток, у метацеркариев уже начинают формироваться будущие семенники трематоды. Возможно, что это обстоятельство и привело к дальнейшему усложнению в строении семенников в процессе маритогонии или, может быть, даже несколько раньше. Все изложенные выше факторы эволюции горгодерид и, в частности, изменчивость половой системы трематод определяют, таким образом, направление эволюционного процесса. Наконец, изменения в процессе эволюции строения пищеварительной системы горгодерид главным образом коснулись фаринкса и лишь частично кишечных ветвей. Фаринкс и сильно извитой с крупными дивертикулообразными выростами кишечник наблюдались у анапоррутин, тогда как у более молодых в филогенетическом отношении филлодистоматин и горгодерин фаринкс редуцируется, а кишечник приобретает форму простой трубки. Наличие фаринкса у более древних в филогенетическом отношении анапоррутин указывает на их родство с турбеллариями, для которых этот орган играл важную роль для захвата пищи. После перехода турбеллярий к паразитическому образу жизни и дальнейшей их эволюции фаринкс еще сохранялся у моногенетических и некоторых дигенетических трематод. Но затем он начал редуцироваться. Подобное же явление наблюдалось и у горгодерид. Приспособившись к паразитированию у селяхий, первые горгодериды еще имели фаринкс, как известный филогенетический признак, унаследованный от моногенетических трематод и турбеллярий. Но поскольку никакой необходимости в выворачивании фаринкса и захватывании пищи не было, этот орган, первоначально возникший у турбеллярий, потерял свое значение у некоторых дигенетических трематод. Вследствие этого, после перехода горгодерид от селяхий к костистым рыбам и еще большей приспособленности паразитов к условиям питания в мочевых органах рыб, фаринкс редуцировался. По той же причине упростилось и строение кишечных стволов. Таким образом, изменение миграционных путей паразита в теле дефинитивных хозяев привело к созданию новых условий, способствующих, в свою очередь, созданию и новых адаптивных признаков у горгодерид.

Литература по трематодам семейства *Gorgoderidae* (подсемейства *Phyllodistomatinae* и *Plesiochorinae*)

Ахмеров А. К. 1941. Сосальщики, ленточные черви и акантоцефалы рыб р. Амура. Автореферат диссертации.

Барышева А. Ф. 1949. Паразитофауна рыб Ладожского озера. Уч. записки Ленинградского ордена Ленина ун-та им. А. А. Жданова. Серия биол. наук, вып. 19. Проблемы экологической паразитологии. Сборник 4, стр. 5—11.

Бауер О. Н. 1946. Паразитофауна ряпушки из различных водоемов СССР. Труды Ленинградского об-ва естествоиспытателей, т. XIX, вып. 4, стр. 7—21.

Бауер О. Н. 1948. Паразиты рыб реки Енисея. Изв. Всесоюзного н.-и. ин-та озерного и речного рыбного хозяйства, т. XXVII, стр. 97—156.

Бауер О. Н. 1948. Паразиты рыб реки Лены. Изв. Всесоюзного н.-и. ин-та озерного и речного рыбного хозяйства, т. XXVII, стр. 157—174.

Бауер О. Н. 1950. Паразитофауна сигов СССР, ее зоогеографическая характеристика и рыбохозяйственное значение. Труды Барабинского отделения ВНИОРХ, т. IV, стр. 59—76.

Быкова Е. В. 1939. К познанию паразитофауны промысловых рыб озера Чархал. Уч. записки Ленинградского ун-та, № 43. Сборник работ по паразитологии. Серия биологическая, стр. 33—43.

Быховская И. Е. 1949. Паразитофауна окуня (*Perca fluviatilis* L.) и влияние некоторых экологических факторов на ее изменения. Изв. АН СССР, серия биологическая, № 3, стр. 316—339.

Быховская (Павловская) И. Е. и Быховский Б. Е. 1940. Паразитофауна Ахтарских лиманов (Азовское море, дельта р. Кубани). Паразитологический сборник Зоологического ин-та АН СССР, т. VIII, стр. 131—161.
Быховский Б. Е. 1929. Trematodes рыб окрестностей г. Костромы. Материалы к изучению фауны Trematodes рыб Волги. Труды Ленинградского об-ва естествоиспытателей, т. 59, вып. 1. Протоколы заседаний, стр. 13—27.
Быховский Б. Е. 1933. Die Amphibientrematoden aus der Umgegend von Kiev. Zool. Anz., Bd. 102, SS. 44—58.
Быховский Б. Е. 1936. Паразитологические исследования на Барабинских озерах. I. Паразитофауна рыб. Паразитологический сборник Зоологического ин-та. АН СССР, т. VI, стр. 437—482.
Волкова М. М. 1941. Паразитофауна рыб бассейна р. Оби. Уч. записки Ленинградского ун-та, серия биол. наук, 74, вып. 18, стр. 20—36.
Гвоздев Е. В. 1950. Материалы по паразитофауне рыб озера Маркакуль. Изв. АН Казахской ССР. Серия паразитологическая, вып. 8, стр. 208—225.
Гнедина М. П. и Савина Н. В. 1930. К фауне паразитических червей рыб Северо-Двинского бассейна. Работа 32-й и 38-й Союзных гельминтологических экспедиций в 1926/27 гг., стр. (1—20) 87—106.
Догель В. А. 1933. Проблемы исследования паразитофауны рыб. Труды Ленинградского об-ва естествоиспытателей, т. 62, вып. 3, стр. 247—268.
Догель В. А. 1935. Очередные задачи экологической паразитологии. Труды Петергофского биологического ин-та, т. I, № 15, вып. 2, стр. 31—45.
Догель В. А. 1947. Курс общей паразитологии. Изд. 2-е, стр. 1—371.
Догель В. А. и Ахмеров А. Х. 1946. Паразитофауна рыб Амура и ее зоогеографическое значение. Труды юбилейной научной сессии Ленинградского гос. университета. 1814—1944. Секция биол. наук, стр. 171—173.
Догель В. А. и Быховский Б. Е. 1934. Фауна паразитов рыб Аральского моря. Паразитологический сборник Зоологич. ин-та АН СССР, т. IV, стр. 241—346.
Догель В. А. и Быховский Б. Е. 1939. Паразиты рыб Каспийского моря. Труды комиссии по комплексному изучению Каспийского моря. АН СССР, вып. VII, стр. 1—149.
Догель В. А. и Петрушевский Г. К. 1933. Паразитофауна рыб Невской губы. Труды Ленинградского об-ва естествоиспытателей, т. 62, вып. 3, стр. 366—434.
Догель В. А. и Петрушевский Г. К. 1935. Опыт экологического исследования паразитофауны беломорской семги. Вопросы экологии и биоценологии. Сборник статей. Ленинград, стр. 137—169.
Дубинин В. Б. 1936. Исследование паразитарной фауны хариуса в различные периоды его жизни. Уч. записки Ленинградского гос. ун-та. Серия биологическая, № 7, вып. 3. Проблемы экологической паразитологии, стр. 31—48.
Дубинина М. Н. 1950. Экологическое исследование паразитофауны озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pall.) дельты Волги. Паразитол. сборник ЗИН АН СССР, вып. 12, стр. 300—350.
Жадин В. И. 1921. Трематоды амфибий и Unionid окрестностей города Мурома. Работа Окской биол. станции, т. I, № 2—3.
Захваткин В. А. 1936. К фауне паразитических червей сибирских рыб. Уч. записки Пермского гос. ун-та, т. II, вып. I, стр. 65—84.
Захваткин В. А. 1936. Паразитофауна рыб р. Камы, ч. I. Уч. записки Пермского гос. ун-та, т. II, вып. 3, стр. 175—199.
Захваткин В. А. 1946. Паразиты рыб горной речки Узян. Уч. записки Молотовского гос. ун-та, т. IV, вып. 2, стр. 71—77.
Захваткин В. А. 1951. Паразити риб водоймів Закарпатської області. Наукові записки Львівського наукового природознавчого музею АН УРСР, т. I, стр. 119—149.
Захваткин В. А. и Ажеганова Н. С. 1940. Паразиты рыб озер Ильменского заповедника на Урале. Уч. записки Молотовского гос. ун-та, т. IV, вып. I, стр. 3—31.
Змеев Г. А. 1936. Сосальщики и ленточные черви рыб реки Амур. Паразитол. сборник ЗИН АН СССР, т. 6, стр. 408—435.
Змеев Г. А. и Быховский Б. Е. 1939. Паразиты амфибий Гиссарской долины. Труды Таджикской базы АН СССР, № 11, стр. 127—143.
Иваницкий С. В. 1927. К фауне трематод позвоночных Украины. Ветеринарное дело, № 5 (42), стр. 36—42; № 8 (45), стр. 23—24.
Иваницкий С. В. 1928. К фауне трематод позвоночных Украины. Ветеринарное дело, № 2 (51), стр. 30—48.

Исайчиков И. М. 1923. К познанию гельминтофауны амфибий России. Centralbl. Bakt., Abt. II, Bd. 39, H. 1/4.
Исайчиков И. М. 1928. К познанию паразитических червей некоторых групп позвоночных русской Арктики. A. Trematodes. Труды Морск. научн. ин-та, т. 3, вып. 2.
Исайчиков И. М. и Захаров И. П. 1929. К фауне паразитических червей *Rana esculenta* Донской области. Русский гидробиол. журнал, т. 8, № 1—3, стр. 49—54.
Лавров С. 1908. Результаты исследования фауны червей реки Волги и поемных озер у Саратова. Работы Волжской биол. станции, т. III, № 3, стр. 1—86.
Лавров. 1949. Сезонная и возрастная изменчивость паразитофауны судака. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. Саратовский гос. ун-т, стр. 1—12.
Ляйман Э. М. 1930. Паразитические черви рыб залива Петра Великого. Изв. Тихоокеанской научно-промысловой станции, т. III, вып. 6, стр. 1—102.
Ляйман Э. М. 1934. Болезни рыб, причиняемые паразитическими червями (гельминтозы рыб). Снабтехиздат, стр. 1—135.
Ляйман Э. М. 1949. Курс болезней рыб. Москва, стр. 1—305.
Мазурмович Б. Н. 1947. До вивчення гельминтофауни безхвостих амфібій. Київський державний ун-т им. Т. Г. Шевченко. Наукова сесія. Тези доповідей. Біологія, стр. 6—11.
Мазурмович Б. Н. 1950. Паразитические черви амфибий окрестностей Киева, их взаимоотношения с хозяевами и внешней средой. Автореферат диссертации. ЗИН АН СССР, стр. 1—16.
Малевицька М. 1936. Прісні (Trematoda) сьоголітки в корона деяких рибгоспів УРСР. Зб. Праць Зоолог. муз. АН УРСР, № 18, стр. 29—51.
Маркевич А. П. 1934. Паразитарные заболевания рыб и борьба с ними. (По материалам паразитологического обследования рыб водоемов Ленобласти). КОИЗ, стр. (1—100) 39—40.
Маркевич А. П. 1937. Матеріялы й дослідження фауни паразитів риб озера Юксово (Ленінградська обл.). Наук. зап. Київськ. держ. ун-ту, т. III, в. 4, стр. 363—379.
Маркевич А. П. 1949. Гельмінтофауна риб р. Дніпра в районі м. Канева. Наук. зап. Київсвк. держ. ун-ту, т. VIII, в. VI, стр. 73—84.
Мосевич М. В. 1948. О паразитофауне рыб озер Обь-Иртышского бассейна. Изв. Всесоюзного н.-и. ин-та озерного и речного рыбного хозяйства, т. XXVII, стр. 177—185.
Османов С. У. 1940. Материалы к паразитсфауне рыб Черного моря. Уч. записки Ленинградского гос. педагогического ин-та им. А. И. Герцена, т. XXX, стр. 187—265.
Петров А. М. 1930. Работа тридцать восьмой Союзной гельминтологической экспедиции в Северо-Двинскую губернию (окрестности г. Никольска) 2 января — 1 февраля 1927 г. Работы 32-й и 38-й союзных гельминтол. экспедиций на территорию Сев.-Двинск. губ. в 1924—1927 гг., Вятка, стр. 31—40.
Петрушевский Г. К. 1940. Материалы по паразитологии рыб Карелии. II. Паразиты рыб Онежского озера. Уч. записки Ленинградского гос. педагогического ин-та им. А. И. Герцена, т. XXX, стр. 133—186.
Петрушевский Г. К. и Бауер О. Н. 1948. Зоогеографическая характеристика паразитов рыб Сибири. Изв. Всесоюзного н.-и. ин-та озерного и речного рыбного хозяйства, т. XXVII, стр. 217—231.
Петрушевский Г. К. и Быховская И. Е. 1935. Материалы по паразитологии рыб Карелии. I. Паразиты рыб озера района Кончозера. Труды Бородинской биол. станции, т. VIII, вып. 1, стр. 15—75.
Петрушевский Г. К., Мосевич М. В. и Щупаков И. Г. 1948. Фауна паразитов рыб рек Оби и Иртыша. Изв. Всесоюзного н.-и. ин-та озерного и речного рыбного хозяйства, т. XXVII, стр. 67—96.
Попов Н. П. 1926. К фауне паразитических червей бассейна реки Дона. Паразитические черви леща (*Abramis brama*). Русский гидробиол. журнал, т. V, № 3—4, стр. 64—72.
Синицын Д. Ф. 1905. Материалы по естественной истории трематод. Дистомы рыб и лягушек окрестностей Варшавы, Унив. изв., Варшава. стр. 1—210.
Скрябин К. И. 1926. Научные результаты гельминтологического обследования Армении. Труды Тропического института Армении, стр. 9—11.
Скрябин К. И. 1928. Организация 35-й Союзной гельминтологической экспедиции в Среднюю Азию и ее задачи. Работа 35-й Союзной гельм. экспедиции в Среднюю Азию, организованной Дорздравотделом Ср.-Аз. ж. д. Москва.

Скрябин К. И. 1946. Строительство советской гельминтологии. Изд. АН СССР, стр. 1—211.
Скрябин К. И. 1947. Трематоды животных и человека. Основы трематодологии, том I, стр. 1—37, изд-во АН СССР.
Скрябин К. И. и Шульц Р. С. 1940. Основы общей гельминтологии. М., 470 стр.
Суворов Е. К. 1931. Болезни рыб. Сельхозгиз, стр. 1—112.
Сциборская Т. В. 1947. Паразитофауна некоторых рыб реки Печоры. Материалы к познанию флоры и фауны СССР, изд. Моск. об-ва испытателей природы, нов. серия, отдел зоол., вып. 6, стр. 209—216.
Тимофеев Н. Е. 1899. Трематоды амфибий и рептилий окрестностей города Харькова. Труды О-ва испытателей природы при Харьковском ин-те, т. 34.
Титова С. Д. 1946. Паразиты рыб бассейна реки Томи. Труды Томского гос. ун-та им. Куйбышева, т. 97, стр. 137—150.
Титова С. Д. 1947. Паразитофауна лососевых рыб бассейна р. Оби. Уч. записки Томского гос. ун-та им. Куйбышева, № 6, стр. 76—83.
Шмидт П. Ю. 1936. Миграции рыб. ОГИЗ, стр. 1—327.
Штром Ж. К. 1940. К фауне трематод диких животных Киргизии. Паразитол. сборник ЗИН АН СССР, т. 8, стр. 189—224.
Шульман С. С. 1949. Паразиты рыб Латвийской ССР. Автореферат диссертации, стр. 1—4.
André E. 1912. Recherches parasitologiques sur les amphibiens de la Suisse. Revue Suisse de Zoologie, t. 20, № 7, pp. 471—485.
André E. 1913. Recherches parasitologiques sur les amphibiens de la Suisse. Revue Suisse de Zoologie, t. 21, N 6, pp. 179—200.
Arnold J. G. 1934. Some Trematodes of the common bullhead *Ameiurus nebulosus* Le Sueur. Trans. Amer. Micr. Soc. v. 53, pp. 267—276.
Arnold J. G. 1945. Some trematodes of the common bullhead *Ameiurus nebulosus* Le Sueur. Trans. of the Microscopical Society, v. LIII, No. 3, pp. 267—276.
Baer J. G. 1930. Deux helminths nouveaux, parasites de *Uracothyphlus oxyurus* (Gray) Gymnophione de l'Inde méridionale. Revue Suisse de Zoologie. T. 37, No. 2, pp. 43—52.
Beneden P. J. 1861. Mémoire sur les vers intestinaux. Comptes rendus de l'Académie des sciences. Supplément. VIII, pp. 1—376.
Beneden P. J. 1867—1870. Recherches sur la composition et la signification de l'oeuf. Mémoires couronnés et mémoires des savants étrangers, publiés par l'Académie royal, t. XXXIV.
Bensley R. R., 1897. Two forms of *Distomum cygnoides*. Zentralbl. Bakt. u. Paras. Jena I. Abt. Bd. 21, H. 8—9, SS. 326—331.
Bhalerao G. D. 1937. Studies on the Helminths of India Trematoda. IV. Journ. of Helminthology, v. XV, No. 2, pp. 97—124.
Bieringer J. 1884. Beiträge zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Trematoden. Arbeiten aus dem Zool.-zootom. Institut Würzburg. Bd. VII, SS. 1—28.
Brandes G. 1891. Zur Frage des Begattungsactes bei den endoparasitischen Trematoden. Centralbl. f. Bakter. u. Parasit., Bd. IX, SS. 264—269.
Braun M. G. C. 1890. Vermes in Bronn's Klass. und Ordnung. Thier-Reichs. Leipzig. 4 Abt. I a. Lief. 12—14. SS. 401—448. Lief 15—16, SS. 449—512. Lief 17. SS. 513—560.
Braun M. G. C. 1892. Vermes in Bronn's Klass und Ordnung Thier Reich. Leipzig. 4 Abt. I a. Lief. 18—20, SS. 561—640. Lief 21—23, SS. 641—736. Leif 24—27. SS. 737—816.
Braun M. G. C. 1893. Vermes in Bronn's Klass und Ordnung Thier-Reich. Leipzig. 4 Abt. I a. Leif 28—30, SS. 817—925.
Braun M. G. C. 1892. Über *Distomum folium* Olf. Centralbl. für Bact. und Parasit. Bd. XI, Nr. 15, SS. 461—463.
Braun M. 1899. Über *Clinostomum* Leidy. Zool. Anzeiger. XXII, SS. 492.
Braun M. 1899. Trematoden der Dahl'schen Sammlung aus Neu-Guineanebst Bemerkungen über endoparasitische Trematoden der Cheloniden. Centralbl. fur Bakt., Parasit. und Infekt., Bd. XXV, SS. 714—725.
Braun M. 1901. Trematoden der Chelonier. Mitteil. aus dem Zoolog. Mus. in Berlin. Bd. II, H. 1, SS. 10—13.
Bravo Hollis M. 1943. Estudio systematico de los trematodos parasitos de los ojolotes de Mexico. Anales del Instituto de Biologia, t. XIV, pp. 141—159.
Bravo Hollis M. 1948. Estudio systematico de los trematodos parasitos de los ojolotes de Mexico. Anales del Instituto de Biologia, t. XIX, No. 1, pp. 154.

Byrd E. E., Venard C. E. and Reiber R. J. 1940. The excretory system in Trematoda. 1. Studies on the excretory system in the Trematoda subfamily *Gorgoderinae* Looss, 1899. The Journ. of Parasitology, v. 26, No. 5, pp. 407—420.

Byrd E. E., Venard C. E. and Reiber R. J. 1941. The excretory system in Trematoda. 1. Studies on the excretory system in the Trematoda subfamily *Gorgoderinae* Looss, 1899, Journ. Tenn. Acad. Sci., 16. pp. 174—176.

Caballero Y. C. E. 1945. Hallozgo de una especie nueva del genero *Petalodistomum* Johnston, 1913 (Trematoda: *Gorgoderidae*) en los tiburones de los costas de Monzanillo, Colima. Ann. Inst. Biol. Mexico, 16. 2, pp. 359—365.

Cort W. W., 1912. North American frog bladder flukes. Trans. Amer. Micr. Soc., v. 31, N 3, pp. 151—166.

Dayal H. D. A new Gorgoderid Trematode from the Urinary Bladder of an Indian Migratory Fish, *Belone strongylura*. The Indian Journal of Veterinary Science a. Animal Husbandry, v. VIII, part IV, pp. 391—393.

Dayal J. 1938. A. new Trematode, *Gorgotrema barbius* n. gen., n. sp., from a freshwater Fish, *Barbus serana*. Proc. nat. Acad. Sci., India, pp. 63—67.

Dayal J. 1938. A new Trematode, *Phyllochorus macronius* n. gen., n. sp. belonging to the family *Gorgoderidae* Looss, 1901 from the body cavity of a fresh-water fish Macrones tengara. Proceedings of the Indian Academy of Sciences, v. VII, No. 3, Sec. B, pp. 138—141.

Diesing K. M. 1850. Systema helminthum. Vindobonse, v. I, p. XIII, 1—629.

Dioni N. 1947. *Gorgoderina chilensis* n. sp., trematodo de la vejiga urinaria del sapito vaquero, *Rhinoderma darwini*. D. B. Comun. Zool. Mus. Hist. Nat. Montevideo, 2. 39, pp. 1—11.

Dujardin P. 1845. Histoire naturelle des helminthes ou vers intestinaux. Paris. pp. I—XVI, 1—654.

Ercolani G. B. 1881. Dell'adattamento della specia all'ambiente. Nuove ricerche sulla storia genetica dei Trematodi. Memoria II. 1882. Memorie della Accademia delle scienze dell Instituto di Bologna, Serie quarta. Tom. III, pp. 1—98.

Fabricius O. 1780. Fauna groenlandica systematice sistens animalia Groenlandiae occidentalis hactenus indagata. Havn. et Lipsiae, 452 pp.

Fabricius O. 1794. Bidrag til Snylta Ormenes Historiae. S. rivter of Naturhistorie Selskabet Bd. III, H. 2.

Faust E. C. 1924. The excretory system as a method of classification of digenetic trematodes. Quart. Rev. Biol. 7, pp. 458—468.

Filippi F. 1854. Mémoire pour servir à l'histoire génétique des Trematodes. Annales des sciences naturelles, 4 série. Zoologie, t. II, pp. 255—284.

Frankenberg G. 1937. *Phyllodistomum folium* als Parasit des Stichlings. Mikrokosmos. Stuttgart. 30, SS. 163—165.

Fuhrmann O. 1928. Zweite Klasse des Gladus Plathelminths. Trematods. In Kukenthal's Handbuch der Zoologie. Eine Naturgeschichte der Stämme des Tierreiches Bd. 2, Teil 2, SS. 1—140.

Gmelin J. F. 1790 (Caroli a. Linné). Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes ordines, genera, species cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Editio decima tertia, aucta, reformata, cura Jo-Fred. Gmelin I (6-vermes), pp. 3021—3910. Leipzig.

Goodchild C. G. 1939. *Cercaria conica* n. sp. from. the Clam, *Pisidium abditum* Heldeman. Trans. of the Americ. Microscopical Society, v. LVIII, No. 2, pp. 179—184.

Goodchild C. G. 1940. The life history of *Phyllodistomum solidum* Rankin 1937 (Trematoda: *Gorgoderidae*). The Journ. of Parasitol., v. 26 (6 suppl.), pp. 36.

Goodchild C. G. 1943. The life history of *Phyllodistomum solidum* Rankin 1937, with observations on the morphology, development and taxonomy of the *Gorgoderinae* (Trematoda). Biol. Bull., 84, pp. 59—86.

Groves R. E. 1945. An ecological study of *Phyllodistomum solidum* Rankin, 1937 (Trematoda: *Gorgoderidae*) Trans. Amer. Micr. Soc., v. 64, № 2, pp. 112—132.

Guberlet J. E. 1920. A new Bladder fluke from the Frog. Trans. of the Americ. Microscopical Soc., v. XXXIX, No. 2, pp. 142—148.

Guberlet J. E. 1933. Notes on some *Onchocotylinae* from Naples with a description of a new species. Publicationi della Stazione Zoologica di Napoli, v. XII, fasc. 3, 1932, pp. 323—336.

Gupta S. P. 1951. A new Trematode *Phyllodistomum singhiai* n. sp. etc. Indian Journ. of Helmint., v. III, No. 1, pp. 21—26.

Holl F. J. 1928. New Trematodes from the Newt, *Triturus viridescens*. Journ. of Helminthology, v. VI, No. 3, pp. 175—182.

Holl F. J. 1929. The Phyllodistomes of North America. Transactions of the American Micr. soc., v. XLVIII, No. 1, pp. 449—453.
Holl F. J. 1930. *Phyllodistomum entercolpium*, a new Trematode from *Diemictylus pyrrhogaster* Boie. Annotat. Zoologicae Japonenses, v. 12, No. 2, pp. 449—453.
Holl F. J. 1952. The Ecology of certain Fishes and Amphibians with special reference to their Helminth and Lingustulides Parasites. Ecological Monographs, v. 2, pp. 83—107.
Jääskelainen V. 1921. Uber die Nahrung und die Parasiten der Fische im Ladoga-See. Annales Academ. Fennicae. Ser. A. — XIV. No. 3.
Joyeux Ch. E. et Baer J. G. 1934. Note sur une nouvelle espèce de Trématode, *Gorgoderina capsensis* n. sp. Revue Suisse de Zoologie, t. 41, No. 9, pp. 197—201.
Ingles L. G. 1936. Worm Parasites of California Amphibia. Trans. of the American Microsc. Soc., v. LV, No. 1, pp. 73—92.
Ingles L. G. and Langston C. J. 1933. A new species of Bladder fluke from California Frogs. Trans. of the American. Micr. Soc., v. LII, No. 3, pp. 243—246.
Kobayashi. 1921. On some digenetic Trematodes in Japan. Parasitology, v. V, XII, pp. 380—410.
Krull W. H. 1933. Notes on the Life History of a Frog Bladder fluke. Journ. Parasitology, 20, pp. 134.
Kurokawa T. 1935. Study on the Trematode from the intermediate Host Palaemon longipea. Japan. Journ. Zool. Tokyo, 6, p. 47.
Lewis F. J. 1935. The Trematode genus *Phyllodistomum* Braun. Trans. Micr. Soc., v. LIV, No. 2, pp. 103—117.
Linstow O. F. 1907. Zwei neue Distomen aus *Lucioperca sandre* der Wolga. Ежегодн. Зоологич. музея Акад. наук. С.-Петербург, т. XII, стр. 202.
Linton. 1908. Notes on Parasites of Bermuda Fishes. Proc. of the Unit. Stat. Nat. Museum, v. XXXIII, pp. 119—120, Washington.
Linton. 1910. Helminth Fauna of the dry Tortugas. Carnegie Inst. of Washington, v. IV, pp. 51—52.
Loewen S. 1929. A description of the Trematode, *Catoptroides lacustri* n. sp. with a review of the known species of the genus. Parasitology, v. XXI, pp. 55—62.
Loewen S. 1935. A new Trematode of the family *Gorgoderidae*. The Journ. of Parasitology, v. XXI, No. 3, pp. 194—196.
Looss A. 1892. Schmarotzertum in der Tierwelt. Leipzig. Zoolog. Vortrag., H. 9, Nr. 10, SS. 1—180.
Looss A. 1894. Die Distomen unserer Fische und Frösche. Bibliot. Zoolog., Bd. VI, H. 16, SS. 1—296, Stuttgart.
Looss A. 1899. Weitere Beiträge zur Kenntnis der Trematodenfauna Aegyptens, zugleich Versuch einer naturlichen Gliederung des Genus *Distomum* Retzius. Zoolog. Jahrb. Jena. Abt. Syst., Bd. 12, (5—6), SS. 521—784.
Looss A. 1901. Natura doceri, eine Erklärung und Begründung einiger Grundsätze, welche mich bei meinem «Versuch einer naturlichen Gliederung des Genus *Distomum* Retzius» geleitet haben. Centralbl. für Bakt. Parasitenk., Bd. 29, H. 5, SS. 191—210.
Looss A. 1901. Notizen zur Helminthologie Aegyptens IV. Über Trematoden aus Seeschildkröten der egyptischen Küsten. Centralbl. für Bakt. Parasitenkunde, I Abt., Bd. XXX, No. 15, pp. 555—558.
Looss A. 1901. Über einige Distomen der Labriden des Triester Hafens. Centralbl. für Bakt. Parasitenk., Bd. 29, SS. 398—405.
Looss A. 1902. Über neue und Bekannte Trematoden aus Seeschildkröten. Zoolog. Jahrb. Syst., Bd. XVI, SS. 411—894.
Lopez C. 1888. Un distoma probabilmente nuovo. Atti della Societa Toscana di scienze Naturali. Diss. Process. verb., v. VI, pp. 137—138.
Lühe M. 1909. Parasitische Plattwörmer. Trematodes. Die Süsswasserfauna Deutschland Bd. 17, SS. 100.
Lutz A. 1926. Trematodes et oligochetes observés dans les canaux excreteurs du rein des Batraciens de l'Amérique méridionale. Comptes Rendus des séances de la Société de Biologie, v. 95, pp. 1503—1504.
Lutz A. 1928. Estudios de Zoologia y parasitologia Venezolanos. Rio de Janeiro, pp. 1—133.
Lynch J. E. 1936. *Phyllodistomum singulare* n. sp., a Trematode from the urinary bladder of Dicamptodon ensatus (Erchscholtz), with notes on related species. The Journal of Parasitology, v. 22, No. I, pp. 42—47.
MacCallum G. A. 1917. Some new Forms of Parasitic worms. Zoopathologica N. Y. Zoolog. Soc., v. I, No. 2, pp. 43—75.
Manter H. W. 1947. The Digenetic Trematodes of Marine Fishes of Tortugas, Florida. The American Midland Naturalist, v. 38, No. 2, pp. 257.—416.

Martin W. E. 1937. A. new second intermedieate Host of the Trematode, *Gorgodera amplicava*. Proc. Indiana Acad. Sci., v. 46, pp. 253.
Miller E. L. 1935. Studies on North American Cercariae Journ. Parasitology, v. 21, pp. 244—254.
Miller E. L. 1936. Studies on North American Cercariae. University of Illinois Bulletin, v. XXXIII, No. 35, pp. 7—125.
Miller E. L. 1936. Studies on North American cercariae. III. Illinois Biological Monographs, v. XIV, No. 2, pp. 1—125.
Monticelli F. S. 1889. Di un distoma dell'*Acanthias vulgaris*. Nota preliminara. Boll. Soc. di naturalisti in Napoli. I ser., v. III, pp. 132—134.
Monticelli F. S. 1893. Studii sui Trematodi endoparassiti. Zoolog. Jahrb. Suppl. III, pp. 139—155.
Nybelin O. V. 1926. Zur Helminthfauna der Süsswasserfische Schwedens. I.Phyllodistomen. Göteborgs. Kungl. Vetenskaps-och Vitterhets Samhälles. Handl. Bd. 51, Nr. 3, SS. 3—29.
Odhner T. 1902. Mitteilung zur Kenntnis der Distomen. Centralbl. für Bakt. Parasit., Bd. XXXI, SS. 58—69.
Odhner T. 1905. Die Trematoden des arktischen Gebietes. Fauna arctica. Bd. 4, pp. 289—372.
Odhner T. 1910. Nordostafrikanische Trematoden. (Results of the Swedish Zool. Exped. to Egypt and the white Nile).
Odhner T. 1911. Zum natürlichen System der digenen Trematoden. 4. Zoolog. Anzeiger. Bd. 38, No. 24, SS. 513—531.
Olfers J. F. M. 1816. De vegetatis et animatis corporibus in corporibus animatis reperiundis commentarius. Pars I. Berolini, pp. I—VI, 1—112.
Olsen O. W. 1937. A new species of bladder fluke, *Gorgoderina tanneri* (*Gorgoderidae*: Trematoda) from *Rana pretiosa* Journ. Parasitol. Urbana, v. 23, pp. 499—503.
Olsson P. 1876. Bidrag till Skandinaviens Helminthfauns. Kongliga Swenska Vetenskaps Akad. Handl., Bd. 14, Nr. I, SS. 2—36. Stockholm.
Osborn H. L. 1903. On *Phyllodistomum americanum* (n. sp.), a new bladder distome from *Ablystoma punctatum*. Biolog. Bull., v. IV, No. 5, pp. 252—258.
Ozaki J. 1926. On two new Genera of Frog Trematodes, *Cryptotrema* and *Microlecithus*, and a new species of *Pleurogenes*. Journ. of the Faculty of Sci. Imp. Univ. Tokyo, Sect. Zool., I. pp. 1, 33—44.
Pande B. P. 1937. On the Morphology and systematic Position of a new Bladder Fluke from an Indian Frog. Ann. Mag. Nat. Hist. London (10) 20, pp. 250—256.
Pearse A. S. 1924. Observation on Parasitic worms from Wisconsin Fishes. Trans. of the Wisconsin Academ. of Sci. v. XXI, pp. 154—156.
Pereira C. e. Cuocolo H. 1940. Trematoides vesicais de anfibios do Nordeste Brasileiro. Arq. Inst. Biol. S. Paulo. II, pp. 413—420.
Rankin J. S. 1937. New Helminths from North Carolina Salamanders. Journ. Parasitol. Urbana, v. 23, No. 1, pp. 29—42.
Rankin J. S. 1937. An Ecological Study of Parasites of some North Carolina Salamanders. Ecolog. Monogr., v. 7, No. 2, pp. 169—269.
Rankin J. S. 1939. The Life Cycle of the Frog Bladder Fluke, *Gorgoderina attenuata* Stafford, 1902. (Trematoda: *Gorgoderidae*). The American Midland Naturalist, v. 21, pp. 476—488.
Rudolphi C. A. 1808. Entozoorum sive vermium intestinalium historia naturalis, v. 1, pp. I—XXVI, 1—527, I—XXVI. Amstelaedami.
Rudolphi C. A. 1809. Entozoorum sive vermium intestinalium historia naturalis, v. II, No. 1, pp. 1—457. Amstelsedami.
Rudolphi C. A. 1819. Entozoorum synopsis cui accedunt mantissa duplex et indices locupletissimi, pp. I — IX, 1—811. Berolin.
Schauinsland H. 1883. Beitrag zuz Kenntnis der Embryonalentwickelung der Trematoden. Jen. Zeitschr. für Natur.-wiss., Bd. XVI, SS. 465—527.
Sokoloff D. e. Caballero E. 1933. Primera contribucion al conocimiento de los parasitos de *Rana montezumae*. Annales del Inst. Biolog. Mexico, t. IV, pp.15—21.
Sonsino P. 1893. Trematodi di rettili e di anfibi della collezione del Museo di Pisa. Atti Soc. Toscan. di Sci. nat. Pisa proc. verb. Adun. d. 5 febr. 8, pp. 183—190.
Srivastava H. D. 1939. A New Gorgoderid Trematode from the urinary Bladder of an Indian migratory Fish, *Belone strongylura*. Indian Journal of Veterinary Science and Animal Husbandry, v. VIII, part IV, pp. 391—393.
Stafford J. 1902. The American representatives of *Distomum cygnoides*. Zool. Jahrb., Abt. Syst., Bd. 17, Nr. 3, pp. 411—424

Stafford J. 1904. Trematodes from Canadian Fishes. Zool. Anz., Bd. 27, pp. 481—495.
Stafford J. 1907. Preliminary Report on the Trematodes of Canadian marine Fishes. Ann. Rep. of the Depart. of Naval Service. Fisheries Branch. Suppl. Sess. Paper No. 22. Ottawa, pp. 91—94.
Stafford J. 1907. Report préliminaire sur les Trématodes des poissons de mer du Canada. Rapport ann. du Minist. de la Marine et des pêches. Documentalement. No. 22-a. Ottawa, pp. 103—106.
Steelman G. M. 1938. A description of *Phyllodistomum caudatum* n. sp. The American Midland Naturalist, v. 19, No. 3, pp. 613—616.
Steelman G. M. 1938. A description of *Gorgoderina schistorchis* n. sp. Transactions of the American Microscopical Society, v. LVII, No. 4, pp. 383—386.
Steelman G. M. 1939. A new Macrocercous Cercaria. Transactions of the Americ. Microscop. Society, v. LVIII, No. 3, pp. 258—263.
Steen E. B. 1938. Two new species of *Phyllodistomum* (Trematoda: *Gorgoderidae*) from Indiana Fishes. The American Midland Naturalist, v. 20, No. 1, pp. 201—210.
Stossich M. 1888. Appendice al mio lavoro «I distomi dei Pesci marini e d'aqua dolce». Programma del Ginnasio comunale superiore di Trieste. Anno XXXV, No. 8, pp. 95—105 (pp. 4—14).
Stossich M. 1890. Elminti veneti raccolti dal Dr. Alessandro conte de Ninni. Boll. della Soc. Adriat. di Sc. Nat. Trieste, v. XX, pp. 89—103.
Stossich M. 1895. Notizie elmintolog. Bolletino della Soc. Adriatica di Scienze Naturali in Trieste, v. XVI, pp. 38.
Stossich M. 1897. Notizie parasitolog. Bolletino della Sos. Adriatica di Sci. Nat. in Trieste, v. XVIII, p. 9.
Stossich M. Observazioni elmintologiche. Boll. della Soc. Adriat. di Sci. Nat. in Trieste, v. XX, pp. 89—103.
Travassos L. 1920. Contribuicao para o conhecimento da fauna helminthologica brasileira. Arch. Esc. Sup. Agric. Med. Vet. Nicteroy, t. 4, N 2, pp. 85—91.
Travassos L. 1922. Contribuiçoes para o conhecimento da fauna helminthologica brasileira. Especies brasileiras da familia *Gorgoderidae* Looss. 1901. Brazil Medico, v. 36, No. 1, pp. 17—20.
Travassos L. 1923. Contribuiçoes para o conhecimento da fauna helmintologica brasileira XVII. Gorgoderidae brasileiras. Memorias do Instituto Oswaldo Cruz. Tomo XV. Fas. I. pp. 220—234, ests. 26—30 (em. frances: pp. 125—137).
Travassos L. 1924. Contribuiçoes para o conhecimento dos helminthos dos batrachios do Brasil II. Trematodeos vesicaes. Sciencia medica. Revista brasileira de medicina. Rio de Janeiro, v. II, No. 12, pp. 746—748.
Travassos L. 1926. Trematodeos intestinaes dos batrachios do Brasil. Scient. Med. Rio de Jan., f. 4, p. 89.
Travassos L. 1928. Contribuiçao para o conhecimento das especies brasileiras do genero *Gorgoderina*. Bol. Mus. Nac. Rio de Janeiro, v. 4, No. 1, pp. 69—71.
Venard C. E., 1940. Studies on parasites of Reelfoot Lake fish. I. Parasites of the large — mouthed black bass. Journ. Tenn. Acad. Sci., v. 15, pp. 43—63.
Wagener G. R. 1855. Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Eingeweidewürmer. Harlem-Holland. Maarschap. des Wetens-Nat. Verhandl. verz. 2 deel 13, SS. I—III (1857).
Walker T. 1937. On the anatomy of *Gorgoderina vitelliloba* (Olss.), a trematode from the urinary bladder of *Rana temporaria*. Proc. Zool. Soc. London. v. 107, pp. 75—84.
Walter. 1894. Untersuchungen über den feineren Bau der Trematoden. Zeitschrift für wissensch. Zoologie, Bd. 56, S. 197.
Walton A. C. 1938. The Trematodes as parasites of Amphibia. Bibliography. Contribution from the Biological Laboratories of Knox College. Galesburg, No. 63, pp. 1—31.
Walton A. C. 1938. The Trematodes as parasites of Amphibia. List of Hosts. Contrib. Biol. Labor. Knox College Galesburg, No. 62, pp. 1—24.
Walton A. C. 1945. Parasites of Amphibia, *Bufonidae: Procoela salientia L.* Illinois Academy of Science Transactions, v. 38, pp. 113—116.
Walton A. C. 1947. Parasites of the *Ranidae* (Amphibia). IV. VI. The Anatomical Record, v. 99, No. 4, pp. 119, 121.
Wesenberg-Lund C. 1934. Contributions to the development of the Trematoda Digenea. Part II. The biology of the freshwater cercariae in Danish freshwaters. Mém. de l'Acad. Roy. des Sciences et des lettres de Danemark, Sect. des Sciences, 9th series, v. 5, No. 3, pp. 1—223.

Willemoes-Suhm R. 1873. Helminthologische Notizen III. Zeitschrift für wissenschaft. Zoologie, Bd. XXIII, SS. 339—340.
Wu Kuang. 1937. Phyllodistomes from *Shanghai area* (Trematoda: *Gorgoderidae*). Lingnan Sci. Journ. Canton, v. 16, pp. 209—213.
Wu Kuang. 1938. Progenesis of *Phyllodistomum lesteri* sp. nov. (Trematoda: *Gorgoderidae*) in freshwater shrimps. Parasitology, v. XXX, No. 1.
Yamaguti S. 1934. Studies on the Helminth Fauna of Japan. Part 2. Trematodes of Fishes. I. Japanese Journal of Zoology, v. V, No. 3, Tokyo, pp. 249—541.
Yamaguti S. 1936. Studies on the helminth fauna of Japan, part 14. Amphibian Trematodes. Japan J. Zool. Tokio, v. 6, pp. 551—576.
Zand. 1924. Fischparasiten des Bodensees. Centralbl. für Bakt. Parasit. und Infekt., Bd. 92, Abt. I, SS. 225—271.
Zeder J. G. H. 1803. Anleitung zur Naturgeschichte der Eingeweidewürmer. Bamberg.
Zschokke. 1884. Recherches sur l'organisation et distribution zoologique des vers parasites des poissons d'eau douce. Arch. de Biologie, t. V, pp. 202—204.
Zschokke. 1887. Helminthologische Bemerkungen. Mittheilungen aus der zoolog. Station zu Neapel. Bd. VII, SS. 264—271.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие 3

ПОДОТРЯД *NOTOCOTYLATA*
SKRJABIN ET SCHULZ, 1933

Подотряд *Notocotylata* Skrjabin et Schulz, 1933 7
Семейство *Notocotylidae* Lühe, 1909 9
Подсемейство *Notocotylinae* Kossack, 1911 10
Система Лаля (1935—1936) 11
Система У. Спидат (1936) 11
Система Гарвуда (1939) 12
Система Скрябина (1953) 13
Значение отдельных органов в систематике подсемейства *Notocotylinae*. . . 14
Род *Notocotylus* Diesing, 1839 18
Патогенное значение нотокотилюсов и борьба с ними 100
Род *Catatropis* Odhner, 1905 101
Род *Tristriata* Belopolskaia, 1953 132
Род *Hofmonostomum* Harwood, 1939 137
Род *Paramonostomum* Lühe, 1909 138
Род *Quinqueserialis* Skvorzov, 1934 167
Подсемейство *Hippocrepinae* Mehra, 1932 181
Род *Hippocrepis* Travassos, 1922 181
Подсемейство *Ogmocotylinae* Skrjabin et Schulz, 1933 185
Род *Ogmocotyle* Skrjabin et Schulz, 1933 189
Подсемейство *Ogmogasterinae* Kossack, 1911 199
Род *Ogmogaster* Jägerskiöld, 1891 200
Семейство *Nudacotylidae* Skrjabin, 1953 212
Род *Nudacotyle* Barker, 1916 213
Род *Neocotyle* Travassos, 1922 222
Семейство *Opisthotrematidae* Poche, 1925 227
Род *Opisthotrema* Fischer, 1883 228
Род *Cochleotrema* Travassos et Vogelsang, 1931 231
Род *Pulmonicola* Poche, 1925 233
Семейство *Rhabdiopoeidae* Poche, 1925 237
Род *Rhabdiopoeus* S. Johnston, 1913 238
Литература по трематодам подотряда *Notocotilata* (сем. *Notocotylidae*, *Nudacotylidae*, *Opisthotrematidae* и *Rhabdiopoeidae*) 243

С. В. Пигулевский

СЕМЕЙСТВО *GORGODERIDAE* LOOSS, 1901 253

Подсемейство *Phyllodistomatinae* Pigulevsky, 1952 253

Род *Phyllodistomum* Braun, 1899 254

Подрод *Phyllodistomum* (Braun, 1899) Pigulevsky, 1952 262

Подрод *Catoptroides* (Odhner, 1902) Pigulevsky, 1952 343

Подрод *Microlecithus* (Ozaki, 1926) Pigulevsky, 1952 425

Подрод *Vitellarinus* (Zmeev, 1936) Pigulevsky, 1952 440

Род *Dendrorchis* Travassos, 1926 469

Род *Gorgoderina* Looss, 1902 470

Подрод *Gorgoderina* (Looss, 1902) Pigulevsky, 1952 473

Подрод *Gorgorimma* Pigulevsky, 1952 533

Род *Phyllochorus* Dayal, 1938 547

Род *Xystretum* Linton, 1910 548

Подсемейство *Plesiochorinae* Pigulevsky, 1952 560

Род *Plesiochorus* Looss, 1901 560

Краткий обзор географического распространения трематод семейства *Gorgoderidae* Looss, 1901 567

Эволюция трематод семейства *Gorgoderidae* Looss, 1901 574

Изменчивость морфологических признаков 574

Изменчивость горгодерид, зависящая от географической отдаленности расселения 580

Влияние внешней среды на изменчивость паразитов 584

Эволюция циклов развития горгодерид 588

Эволюция церкариев горгодерид 593

Изменения миграционных путей паразита в теле дефинитивных хозяев и влияние их на процесс эволюции горгодерид 601

Литература по трематодам семейства *Gorgoderidae* (подсемейства *Phyllodistomatinae* и *Plesiochorinae*) 607

ИСПРАВЛЕНИЕ

Читателям следует иметь в виду ошибку, допущенную в т. VII: на стр. 645 подпись к рис. 227 относится к рис. 228, и наоборот.

Утверждено к печати
Гельминтологической лабораторией
Академии наук СССР

*

Редактор издательства *Л. Х. Гушанская*
Технический редактор *Н. П. Аузан*
Переплет и титул художника *И. А. Литвишко*

*

РИСО АН СССР № 41-120В. Т-05999. Издат. № 20.
Тип. заказ № 1344. Подп. к печ. 26/VIII 1953 г.
Формат бум. 70×108$^{1}/_{16}$. Бум. л. 19,37.
Печ. л 53,08
Уч.-издат. 40,50 Тираж 2500.

Цена по прейскуранту 1952 г. 30 р. 35 к.

2-я тип. Издательства Академии Наук СССР
Москва, Шубинский пер., д. 10.